



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par : *l'Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)*

Présentée et soutenue le 2 octobre 2015 par :

Damien CAMORS

**Vision périphérique, caractérisation et suppléance de ses
fonctions spatiales**

JURY

Jean-Baptiste DURAND
Christophe JOUFFRAIS
Eric CASTET
Alessandro FARNÈ
Dorine VERGILINO-PEREZ
Pier-Giorgio ZANONE

Chargé de Recherche
Chargé de Recherche
Directeur de Recherche
Directeur de Recherche
Professeur d'Université
Professeur d'Université

École doctorale et spécialité :

CLESCO : Neurosciences, comportement et cognition

Unité de Recherche :

Centre de Recherche Cerveau et Cognition (CerCo, CNRS UMR 5549)

Institut de recherche en informatique de Toulouse (IRIT, CNRS UMR 5505)

Directeur(s) de Thèse :

Jean-Baptiste DURAND et Christophe JOUFFRAIS

Rapporteurs :

Eric CASTET et Alessandro FARNÈ

“If the brain were so simple we could understand it, we would be so simple we couldn't.”

Lyall Watson

Remerciements

Merci...

...Jean-Baptiste, pour m'avoir encadré pendant 5 ans ! Je suis venu à Toulouse en grande partie grâce à toi et j'en suis très heureux ! Merci pour ta bonne humeur, ta positivité inébranlable, ton soutien sans faille, ton ouverture d'esprit et ta disponibilité. Ce fut un plaisir de travailler avec toi et je recommanderai à n'importe qui de faire de même. Je te souhaite bonne chance dans ta course au prix Nobel !

...Christophe, pour avoir accepté de m'encadrer alors que tu me connaissais à peine. Ton emploi du temps surchargé reflète une carrière menée avec brio mais tu sais toujours trouver du temps pour tes étudiants. Ta remise en question permanente dans tes façons d'encadrer est un exemple à suivre pour tout directeur de thèse ! Merci aussi pour ta bonne humeur, et promis, je te rachèterai quelques bonbons.

...Youn, pour ta porte toujours ouverte et tes conseils avisés. Il ne me semble plus avoir d'affaire s'appelant « revient », mais je vérifierai tout de même avant de partir.

...Damien, pour ton efficacité et ta sympathie. Sans toi, cette interface tactile n'aurait pas été aussi cool.

...à mes collègues du CerCo et de l'IRIT pour participer activement à la bonne ambiance qui règne dans ces laboratoires ! Merci d'avoir toujours été d'accord pour partager (de votre plein grès ou presque) votre repas avec moi.

...à mon équipe de Hockey pour continuer à me faire des passes malgré tout.

...à mes amis pour être mes amis.

...à mes parents, mon frère et ma sœur pour leur éternel soutien. Cette thèse en est la preuve et je ne pourrai jamais vous en remercier assez.

...à Marie qui éclaire ma vie à chaque instant. J'ai regardé sur Wikipédia et apparemment certaines étoiles brillent plus de mille milliard d'années. Cela nous laisse de la marge.

Résumé

La perte de vision périphérique (vision tubulaire) a pour conséquence de nombreux déficits qui réduisent fortement l'autonomie des personnes qui en sont atteintes et par conséquent leur qualité de vie. Nombre de ces déficits témoignent d'une cognition spatiale dégradée mettant en jeu des relations étroites entre vision périphérique et représentations spatiales. Le double objectif de ce travail de thèse consiste à mieux comprendre la nature de ces relations et, sur la base de ces connaissances, contribuer à l'émergence de dispositifs d'assistance plus adaptés et performants, capables de suppléer l'absence de vision périphérique.

Dans un premier temps, je me suis intéressé au rôle de la vision périphérique dans la construction de représentations spatiales égocentrées. J'ai d'abord collaboré à une expérience de psychophysique impliquant la détection en vision périphérique de cibles visuelles situées soit droit-devant, soit excentrées par rapport à l'axe du corps. En mesurant les temps de réaction nous avons pu démontrer que les sujets humains répondaient plus rapidement aux cibles présentées droit-devant qu'aux cibles excentrées. J'ai pris en charge une deuxième étude complémentaire portant sur le lien entre ce traitement sensoriel privilégié du droit-devant en vision périphérique et la dynamique des saccades oculaires de recentrage. En comparant les dynamiques de pro-saccades et d'anti-saccades de recentrage ou d'« excentrage », j'ai pu mettre en évidence que la supériorité dynamique des saccades de recentrage guidées par la vision périphérique reposait à la fois sur des facteurs sensoriels et oculomoteurs. Ces travaux révèlent l'intégration précoce de signaux visuels et oculomoteurs en vision périphérique, pouvant servir à localiser les éléments visuels par rapport à soi et à privilégier le traitement des éléments situés dans l'axe droit-devant.

Dans un deuxième temps, mes travaux ont abordé l'influence de la vision périphérique dans les représentations spatiales allocentrées. Pour étudier l'implication de la vision périphérique dans le codage allocentré, j'ai réalisé une expérience impliquant une tâche de pointage vers des cibles visuelles en vision centrale, accompagnées ou non d'indices visuels à différentes distances en vision périphérique. Les résultats obtenus montrent que des indices visuels capturés par la vision périphérique peuvent effectivement contribuer au codage allocentré d'une cible fixée, et ce même lorsque ces indices périphériques doivent être extraits de scènes visuelles complexes en moins de 200 ms. Dans une étude complémentaire, j'ai montré que l'utilisation de ces indices allocentrés situés en périphérie avait un véritable rôle fonctionnel, accélérant les recherches visuelles. Ainsi, ces travaux révèlent une implication fonctionnelle forte de la vision périphérique dans l'extraction des relations spatiales entre éléments présents dans l'environnement visuel.

J'ai voulu, durant la dernière partie de ma thèse, initier le développement d'un dispositif d'assistance dont la finalité est de suppléer les fonctions spatiales, égocentrées et allocentrées, de la vision périphérique. Comme preuve de concept, mon travail a consisté à concevoir et développer un dispositif tactile placé sur le poignet et capable de

communiquer la position spatiale d'objets d'intérêt pour en simplifier leurs recherches visuelles. Les résultats obtenus chez des sujets sains avec un champ visuel artificiellement réduit (10°) montrent que l'interface tactile permet d'accélérer par trois la vitesse de recherche visuelle. Des résultats similaires ont été observés chez une personne atteinte de glaucome (champ visuel de 10x15°)

Ma thèse pluridisciplinaire permet d'apporter un nouvel éclairage sur l'implication de la vision périphérique dans la construction de représentations spatiales, et elle propose de nouvelles pistes pour le développement de dispositifs d'assistance adaptés aux personnes atteintes de vision tubulaire.

Mot clés : Vision périphérique, vision tubulaire, représentations spatiales, localisation d'objets, dispositifs d'assistance, interfaces tactiles

Abstract

The loss of peripheral vision (tunnel vision) leads to numerous deficits, reducing both independence and quality of life. These deficits reflect spatial cognition impairments, and highlight the close relationship between peripheral vision and spatial representations. This thesis has two main objectives: reaching a better understanding of the nature of these relationships, and using the acquired knowledge in order to propose adaptive, performant and innovative assistive devices able to overcome the peripheral loss.

At first, I address the role of peripheral vision in egocentric space coding. I collaborated in a psychophysics experiment, involving detection of visual objects placed in peripheral vision. The visual objects formed similar images on the retina and differed only with respect to their egocentric location: either straight-ahead or eccentric with respect to the head/body midline. We found that straight-ahead objects elicit consistently shorter behavioral responses than eccentric objects. I took in charge a second study evaluating the link between the privileged sensory processing of the straight ahead direction and the dynamic of ocular saccades. Comparison between centripetal and centrifugal pro-saccades and anti-saccades revealed that the superior dynamic of centripetal saccades comes from both sensory and oculomotor factors. These works reveal the early integration of both visual and oculomotor signals in peripheral vision, leading to egocentric representations in which the straight ahead direction is highlighted.

Secondly, I investigated the influence of peripheral vision in extracting allocentric spatial representations. In order to assess the role of peripheral vision in allocentric coding, I performed a memory-based pointing task toward previously gazed targets, which were briefly superimposed with visual cues placed at different eccentricities. The results showed that visual cues in peripheral ($>10^\circ$) vision can contribute to the allocentric coding of a fixated target. A complementary experiment showed that these peripheral allocentric cues play a functional role, notably by facilitating visual searches. These works highlight the importance of peripheral vision in extracting functional spatial relationships between distant elements of the visual environment.

Finally, I wanted to promote the development of new assistive devices, able to substitute both egocentric and allocentric spatial functions of the peripheral vision. As a proof of concept, I designed and evaluated a tactile interface mounted on wrist, communicating the spatial location of specific objects and facilitating visual search. Results showed that healthy subjects with artificial tunnel vision (10°) were able to increase by three visual search speeds thank to this tactile interface. Similar results were obtained on a glaucoma subject (field of view $10 \times 15^\circ$).

My multidisciplinary thesis highlights new roles of peripheral vision in spatial representations and proposes an innovative solution to develop assistive device for tunnel vision.

Key words : Peripheral vision, tunnel vision, spatial representations, object localizations, assistive devices, tactile interfaces

Table des matières

| | |
|---|----|
| I) Introduction | 1 |
| 1.1) Contexte | 1 |
| 1.2) Plan de la thèse : | 2 |
| 1.3) Information de lecture | 4 |
| II) État de l'art..... | 5 |
| 2.1) Introduction au système visuel et à l'hétérogénéité du champ visuel | 5 |
| 2.1.1) La rétine, premières sources des différences anatomiques..... | 5 |
| 2.1.2) Surreprésentation centrale au-delà de la rétine | 8 |
| 2.1.3) Les voies ventrales et dorsales. | 11 |
| 2.1.4) Le rôle de la vision périphérique. | 13 |
| 2.2) Représentations spatiales | 17 |
| 2.2.1) Emergence d'une représentation spatiale | 17 |
| 2.2.2) Représentations égocentrées..... | 20 |
| 2.2.3) Représentations allocentrées | 21 |
| 2.2.4) Coexistence et interactions des représentations spatiales..... | 23 |
| 2.2.5) Rôle de la vision périphérique dans la formation d'une représentation spatiale.. | 25 |
| 2.3) Vision tubulaire et représentation spatiale..... | 30 |
| 2.3.1) Caractéristiques des maladies entraînant une vision tubulaire | 30 |
| 2.3.2) Vivre avec une vision tubulaire..... | 33 |
| 2.3.3) Des représentations spatiales altérées :..... | 37 |
| 2.4) Les technologies d'assistance pour les personnes déficientes visuelles | 39 |
| 2.4.1) Les dispositifs d'assistance basés sur une approche holistique | 40 |
| 2.4.2) Les dispositifs d'assistance basés sur une approche fonctionnelle..... | 45 |
| 2.4.3) Des dispositifs d'assistance spécifiques à la localisation d'objets..... | 47 |

| | |
|--|-----|
| III) Vision périphérique et représentations égocentrées | 51 |
| 3.1) Traitement privilégié du droit devant chez l'Homme | 51 |
| 3.2) Traitement privilégié du droit-devant et saccade oculaires. | 66 |
| IV) Vision périphérique et représentations allocentrées | 83 |
| 4.1) Représentations allocentrées à partir d'indices périphériques | 83 |
| 4.1) Vision périphérique et recherches visuelles | 97 |
| V) Dispositif d'assistance pour la vision tubulaire | 107 |
| VI) Discussion et perspectives | 119 |
| 6.1) La perception en vision périphérique est égocentrée | 119 |
| 6.2) La vision périphérique participe activement au codage allocentré | 122 |
| 6.3) Une interface tactile aux services des personnes atteintes de vision tubulaire..... | 126 |
| VII) Conclusion | 129 |
| VII) Bibliographie | 130 |

I) Introduction

1.1) Contexte

Il suffit de se trouver plongé dans le noir, même dans un environnement connu, pour réaliser l'importance de la vision dans des actions aussi courantes que de se déplacer d'un point à un autre en évitant les obstacles, ou d'atteindre et de saisir des objets. Ces dernières années, les progrès de la médecine et des technologies mobiles ont permis d'envisager à moyen/long terme la mise au point de dispositifs permettant de restaurer partiellement la vision, ou tout au moins de la suppléer. En attendant, la canne-longue et le chien-guide demeurent les dispositifs les plus usités (et les plus efficaces) chez les personnes atteintes de cécité visuelle. Les efforts déployés dans ce domaine ont généralement laissé de côté les personnes souffrant de perte partielle de la vision.

On estime aujourd'hui à près de 70 millions le nombre de personnes dans le monde dépourvues de vision périphérique uniquement, suite à des rétinites pigmentaires ou des glaucomes, provoquant une vision dite tubulaire. Bien que la perte de vision périphérique entraîne d'importants déficits de cognition spatiale, qui réduisent la mobilité et l'autonomie (Lowe & Drasdo, 1992), les personnes atteintes possèdent encore une vision centrale fine, leur permettant de lire et écrire, ou encore d'utiliser des technologies mobiles standard (Smartphone, GPS) pour les guider dans leur navigation. Pour ces patients, la canne-longue et le chien-guide apparaissent comme des solutions sous-optimales, qui nient leurs capacités visuelles résiduelles. Par conséquent, il existe une forte demande de cette population pour des dispositifs de suppléance adaptés, s'appuyant sur leurs capacités visuelles résiduelles, afin de restaurer au moins partiellement leur autonomie (Al-Atabany, Tong, & Degenaar, 2010; Vargas-Martin & Peli, 2002a).

La conception de dispositifs de suppléance adaptés nécessite dans un premier temps de comprendre de façon précise les rôles fonctionnels assurés par la vision périphérique et les déficits engendrés par sa perte. Si la vision centrale a fait l'objet de très nombreuses recherches, la vision périphérique n'a pas fait l'objet du même intérêt de la part de la

communauté scientifique, laissant d'importantes interrogations sur ses différents rôles fonctionnels et son implication dans la cognition spatiale.

Dans ce travail de thèse, mon premier objectif a été d'étudier les rôles de la vision périphérique dans la cognition spatiale. Je me suis plus particulièrement intéressé aux rôles de la vision périphérique dans la construction de représentations spatiales centrées sur l'observateur (i.e. égocentrées) ou indépendantes de ce dernier (i.e. allocentrées). Quatre travaux concernant l'implication de la vision périphérique dans la cognition spatiale sont présentés dans le cadre de cette thèse, deux portent sur son rôle dans l'extraction d'informations égocentrées et deux autres sur l'extraction d'informations allocentrées.

J'ai proposé dans un deuxième temps une interface innovante pour de nouvelles technologies d'assistance capable d'informer l'utilisateur de la position précise des objets dans l'espace. Basée sur la modalité tactile, cette interface a pour but de faciliter les recherches visuelles des personnes atteintes de vision tubulaire.

Ma thèse propose donc une approche pluridisciplinaire propre aux sciences cognitives avec une relation étroite entre la psychologie cognitive et l'informatique. Cette interaction a été rendue possible par à une codirection de mon travail de doctorat par JB Durand du centre de recherche Cerveau et Cognition (CerCo) et C. Jouffrais de l'Institut de Recherche en Informatique de Toulouse (IRIT), avec comme motivation la possibilité de valoriser directement un travail de recherche fondamentale en élaborant de nouvelles solutions de suppléance pour une population de déficients visuels spécifiques.

1.2) Plan de la thèse :

Le chapitre II est consacré à l'état de l'art. Cette thèse étant intrinsèquement pluridisciplinaire, un vaste champ de recherche est abordé, allant des neurosciences à l'informatique. Plus précisément, j'aborde dans un premier temps le fonctionnement du système visuel de manière non exhaustive, avec un accent particulier sur la vision périphérique. Dans un deuxième temps je décris les deux grands types de représentations spatiales (i.e. égocentré et allocentré) en précisant l'état de nos connaissances sur l'influence de la vision périphérique dans chacun d'entre eux. Puis je détaille les différentes

maladies qui entraînent une perte de la vision périphérique (rétinite pigmentaire et glaucome) et les conséquences au quotidien d'une vision tubulaire. Enfin j'aborde les différents dispositifs disponibles pour assister ces déficients visuels, et les solutions éventuelles à moyen et long terme.

Dans le chapitre III je me suis intéressé à l'étude de la vision périphérique dans le cadre de représentations égocentrées. J'y présente deux études de psychophysiques qui montrent l'existence d'un traitement sensoriel privilégié de la région du droit-devant par la vision périphérique. Cette observation apporte un nouvel éclairage sur les dynamiques de saccade de recentrage et suggère que la perception en vision périphérique est égocentrée (J. Durand, Camors, Trotter, & Celebrini, 2012 ; Camors, Trotter, Pouget, & Durand, en préparation).

Le chapitre IV présente deux études évaluant le rôle de la vision périphérique dans les représentations allocentrées. Dans la première, j'ai mesuré la portée d'un codage allocentré entre un objet fixé et des indices visuels périphériques placés à différentes distances. Les résultats ont montré que des indices visuels situés en vision périphérique (10 degrés d'excentricité) de la cible participaient au codage allocentré d'une cible (Camors, Jouffrais, Cottureau, & Durand, 2015). Dans la deuxième étude j'ai montré que l'utilisation de ces indices situés en périphérie avait un véritable rôle fonctionnel, accélérant les recherches visuelles (Camors, Agbazahou, Jouffrais, & Durand, en préparation).

Dans le chapitre V, j'ai cherché à initier le développement d'un dispositif d'assistance dont la finalité est de suppléer les fonctions spatiales, égocentrées et allocentrées, de la vision périphérique. Comme preuve de concept, j'ai conçu et développé une interface tactile capable d'accélérer par trois la vitesse de recherche de cibles avec un champ visuel artificiellement rétréci de 10°. Des résultats similaires ont été observés chez une personne atteinte de glaucome (champ visuel de 10x15°) (Camors, Appert, Durand, & Jouffrais, en préparation).

Enfin dans le chapitre VI, je discute des points clés de chaque expérience réalisée durant ma thèse, et aborde de nouvelles perspectives de recherches afin de mieux comprendre les relations étroites existantes entre la vision périphérique et les représentations spatiales.

1.3) Information de lecture

Cette thèse est écrite à la première personne mais aucun des travaux présentés dans ce document n'aurait pu être réalisé sans le support de nombreuses personnes impliquées dans les diverses études.

II) État de l'art

2.1) Introduction au système visuel et à l'hétérogénéité du champ visuel

La vision est un sens primordial dans les interactions avec notre environnement. Nous sommes capables de détecter des variations de contraste infimes, des mouvements subtils, en un temps record. Notre système visuel nous permet de localiser et d'identifier sans effort apparent des objets, des personnes ou des obstacles. Les représentations visuelles qui en découlent nous apparaissent stables au cours du temps, rendant possible un grand nombre de tâches comme la saisie d'objets, la détection des obstacles ou encore la navigation. Certaines maladies comme la dégénérescence maculaire liée à l'âge (DMLA) ou le glaucome amputent une partie du champ visuel, c'est-à-dire de l'espace couvert par notre système visuel à un moment donné. La DMLA par exemple, altère en premier lieu le centre de notre champ visuel (vision centrale), alors que le glaucome et la rétinite pigmentaire altèrent avant tout la périphérie du champ visuel (vision périphérique). Ces maladies dégénératives entraînent une dégradation de nos capacités visuelles, mais les déficits engendrés ne sont pas identiques suivant la région du champ visuel impactée. Et pour cause, il existe de nombreuses particularités anatomiques et physiologiques au sein du système visuel qui entraînent un traitement hétérogène du champ visuel.

2.1.1) La rétine, premières sources des différences anatomiques

Le système visuel débute par l'œil, organe sensoriel indispensable à la chaîne de traitement de l'information visuelle, spécialisé dans la détection de la lumière et sa conversion en signaux électriques. La pupille constitue le point d'entrée de la lumière dans la cavité interne de l'œil. Les faisceaux lumineux rentrant sont focalisés sur la rétine placée au fond de la cavité par le biais de deux systèmes de réfraction : la cornée et le cristallin. L'œil capte ainsi la lumière sur approximativement 150°, projetée sur une rétine mesurant en moyenne 22 mm de large. La rétine possède une structure laminaire complexe, principalement composée de quatre grands types de cellules : les ganglionnaires, les

bipolaires, les photo-réceptrices et les épithéliales pigmentées (Figure 1). Les cellules épithéliales absorbent la lumière qui passe à travers la rétine, contribuant à minimiser la réflexion de la lumière dans l'œil. Les cellules photo-réceptrices convertissent les radiations électromagnétiques en signaux nerveux. Il existe deux types de photorécepteurs, les bâtonnets et les cônes qui présentent des différences morphologiques au niveau de leur segment externe et supportent des fonctions distinctes. Grâce à une concentration plus importante de photo-pigments, les bâtonnets sont plus sensibles à la lumière, contribuant ainsi principalement à la vision lorsque l'intensité lumineuse est faible. On parle de condition scotopique. Les bâtonnets possèdent tous le même type de photo-pigment, appelé rhodopsine, et sont achromatiques. Les cônes, à l'inverse, sont moins sensibles à la lumière, mais possèdent trois types de photo-pigments différents (S-M-L), les rendant sensibles à différentes longueurs d'ondes. Cette caractéristique cruciale permet la perception des couleurs. Les cônes sont particulièrement actifs avec la lumière du jour ; on parle ici de condition photopique.

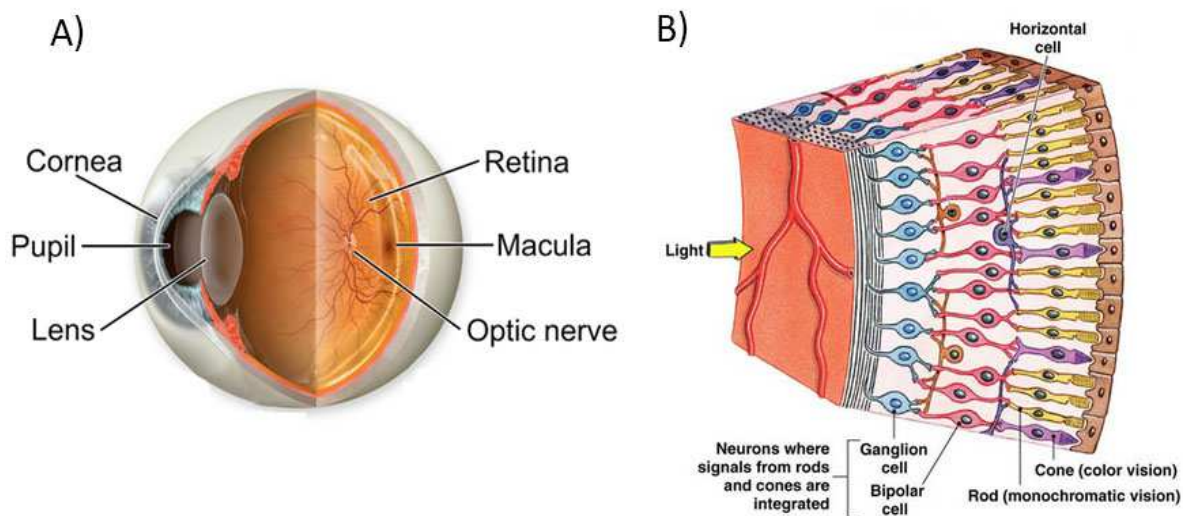


Figure 1 : Représentation schématique de l'anatomie de l'œil (A)¹ et de la rétine (B). Inspirée de Doble, (2012).

Les dimensions et la répartition des photorécepteurs ne sont pas homogènes sur la rétine (Figure 2). Au centre de la rétine, on distingue une région de 1.5 mm de large, appelée fovéa, où les photorécepteurs de type cône sont majoritaires, voire exclusifs sur une largeur d'environ 200 nm, située au centre de la fovéa. La partie du champ visuel couverte par la fovéa est de l'ordre de 1 à 2° d'angle visuel : c'est la vision centrale. La concentration des

¹ <http://www.hollows.org.au/eye-health/anatomy-eye>

cônes diminue ensuite rapidement avec l'excentricité rétinienne (i.e. l'éloignement par rapport à la fovéa). S'il est difficile de définir précisément des régions anatomiques nettes en fonction de la densité cellulaire rencontrée, on observe tout de même autour de la fovéa la ceinture parafovéale qui mesure environ 1.25 mm, elle-même entourée de la région perifovéale mesurant environ 2.75 mm. L'ensemble de ces régions se nomme la macula et couvre environ 5° du champ visuel. Au-delà, on parle alors de rétine périphérique, dans laquelle la concentration des bâtonnets par rapport aux cônes devient largement majoritaire. Cette portion du champ visuel correspond à la vision périphérique.

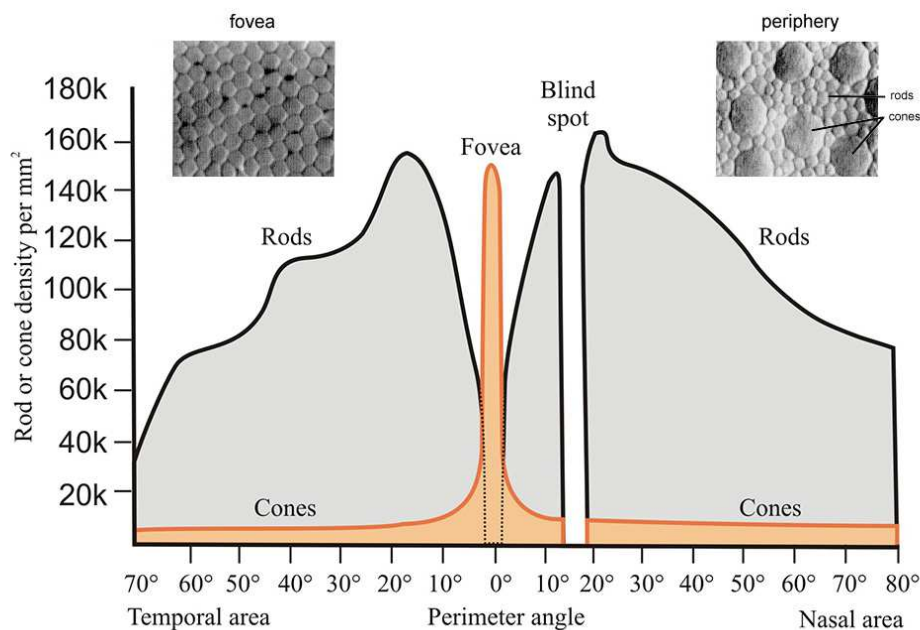


Figure 2 : Répartition et différences morphologiques des photorécepteurs selon l'excentricité rétinienne. La densité des cônes, représentés en orange, est très importante en fovéa mais diminue rapidement avec l'excentricité. A l'inverse la densité des bâtonnets est nulle en fovéa, mais augmente rapidement en proche périphérie puis diminue progressivement en périphérie lointaine. Il n'existe ni bâtonnet ni cône au niveau du « Blind spot », où les afférences rétiniennes convergent pour former le nerf optique. La taille des cônes et des bâtonnets augmente avec l'excentricité (la photo de gauche représente les cônes en fovéa, qui sont nettement plus gros en périphérie, présentés sur la photo de droite).

Des différences régionales dans la structure de la rétine sont aussi présentes au niveau des connexions entre les différents types cellulaires. Chaque photorécepteur est connecté par le biais de synapses à des neurones bipolaires, eux-mêmes connectés à des cellules ganglionnaires. Le nombre d'afférences reçues par ces dernières varie en fonction de l'excentricité rétinienne. Au niveau de la fovéa, une cellule ganglionnaire reçoit des afférences provenant d'un nombre réduit de photorécepteurs. Le ratio de cellule

ganglionnaire par cône est d'environ 4 pour 1. Ce ratio diminue progressivement avec l'excentricité rétinienne passant d'un ratio de 1/1 aux alentours de 15 degrés d'excentricités, à 0.2/1 à 50 degrés d'excentricité (Wassle, Grunert, Rohrenbeck, & Boycott, 1990). Le champ récepteur d'une cellule ganglionnaire, c'est-à-dire la portion de l'espace pour laquelle la cellule va réagir à un stimulus visuel est par conséquent plus grande en région périphérique qu'en région centrale (Lee, 1996). La densité de cellules ganglionnaires en région centrale est donc aussi plus grande qu'en région périphérique (Malpeli, Lee, & Baker, 1996).

La dimension, la répartition et la connexion des photorécepteurs aux cellules ganglionnaires selon l'excentricité rétinienne sont les premières différences anatomiques au sein du système visuel entraînant un traitement différent de l'information sensorielle dans les portions centrale et périphérique du champ visuel.

2.1.2) Surreprésentation centrale au-delà de la rétine

Les cellules ganglionnaires établissent des connexions essentiellement au niveau des corps genouillés latéraux (CGL) par trois voies différentes, appelées koniocellulaire (K), magnocellulaire (M) et parvocellulaires (P), qui se prolongent ensuite vers le cortex visuel. Ces voies sont différentes tant dans leurs connexions avec le CGL et le cortex visuel, que par les informations sensorielles qu'elles transmettent. Les voies K et P transportent l'information relative aux couleurs, alors que la voie M est achromatique. La voie P présente une grande sensibilité aux hautes fréquences spatiales, alors qu'à l'inverse, la voie M est très sensible aux contrastes, aux basses fréquences spatiales et aux hautes fréquences temporelles (voir pour revue Callaway, 2005b). Les cellules ganglionnaires de la voie P ($P\beta$) sont plus nombreuses que celles de la voie M ($P\alpha$) (P. Azzopardi & Cowey, 1996). Au niveau du CGL, il existe aussi plus de neurones P que de neurones M, mais le rapport varie fortement selon l'excentricité. Le rapport entre les cellules ganglionnaires de la voie P et M n'est pas identique au rapport entre les neurones P et M du CGL (Figure 3). Une différence entre ces deux ratios est le reflet d'un traitement privilégié d'une des deux voies au niveau du CGL. Or le ratio des neurones P et M du CGL est en moyenne 4 fois supérieur au ratio des cellules ganglionnaires ($P\beta$) et ($P\alpha$) en région fovéale, et 2.7 fois inférieur en région périphérique, ce qui suggère un traitement privilégié des informations sensorielles

provenant de la fovéa (Paul Azzopardi, Jones, & Cowey, 1999). Il existe donc dans le CGL une surreprésentation de la région centrale du champ visuel par rapport à la région périphérique, due principalement aux différences de densité des cellules ganglionnaires qui s'y projettent, mais aussi de part l'anatomie même du CGL. Cette surreprésentation de la région centrale se retrouve au niveau du cortex visuel et principalement au niveau du cortex strié, lieu de projection des voies P, M, K via les radiations optiques.

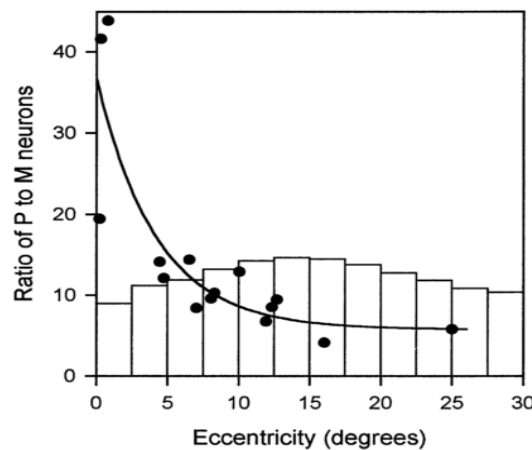


Figure 3 : Surreprésentation de la région fovéale par rapport aux régions périphériques au niveau du CGL. Ratio entre les neurones des voies P et M sortant du CGL représenté (courbe) et ratio des cellules (Pβ) et (Pα) (histogramme) en fonction de l'excentricité (Paul Azzopardi et al., 1999).

Le cortex visuel représente à lui seul environ 20 % de la surface corticale chez l'espèce humaine, incluant la totalité du cortex occipital et une partie significative des lobes temporal et pariétal, ce qui représente plus de 5 milliards de neurones dédiés au système visuel (Wandell, Dumoulin, & Brewer, 2007). Le cortex visuel est divisé en de nombreuses aires visuelles jouant différents rôles dans le traitement de l'information, permettant de transformer les signaux électriques émis par la rétine en une perception visuelle riche et complexe.

Les radiations optiques du CGL se projettent au niveau du cortex strié, ou aire visuelle primaire (V1). Les neurones de cette aire visuelle présentent une sélectivité plus complexe que les neurones du CGL et sont notamment sélectifs à l'orientation d'un stimulus (Wiesel, 1968). L'aire V1 présente une organisation rétinotopique, c'est-à-dire que des neurones adjacents dans V1 répondent à des parties de l'espace adjacentes. De cette façon le champ visuel est représenté de façon topographique au niveau du cortex visuel. Comme pour le

CGL, la région centrale est surreprésentée par rapport à la région périphérique du champ visuel. Au niveau du cortex visuel, ce phénomène s'appelle la magnification corticale (Voir pour revue Pointer, 1986). De nombreuses études, principalement en imagerie par résonance magnétique (IRM), ont mesuré le facteur de magnification chez l'homme en déterminant la portion de cortex (en mm) en charge d'un degré du champ visuel en fonction de l'excentricité dans le champ visuel (Figure 4). Malgré des différences entre études, la magnification corticale dans V1 semble suivre globalement une loi non linéaire, avec une diminution rapide de la surface corticale impliquée dans le traitement d'information visuelle excentrée, passant de près de 7 mm par degré en fovéa, à moins de 2 mm par degré pour une excentricité rétinienne de 12 degrés (voir pour revue Strasburger, Rentschler, & Jüttner, 2011).

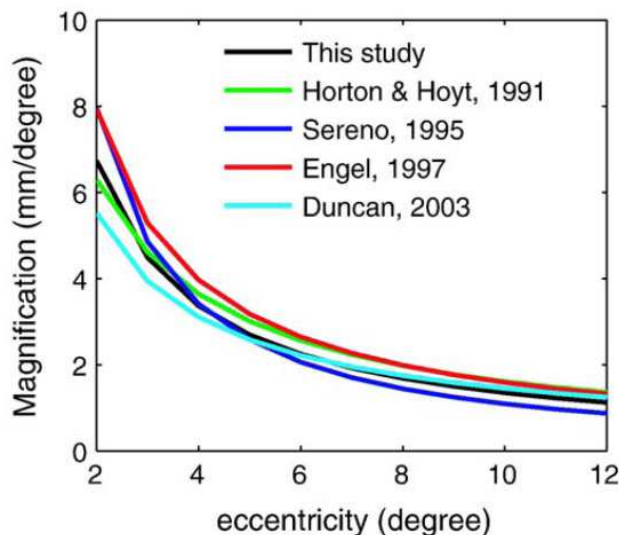


Figure 4 : Exemples de magnifications corticales observées dans différentes études (représentées de couleurs différentes). L'ensemble de ces observations montre que plus on s'éloigne de la région centrale, plus la portion du cortex impliquée dans le traitement visuel d'un degré de l'espace visuel est réduite (Qiu et al., 2006).

V1 n'est pas la seule aire visuelle à posséder une surreprésentation de la région centrale par rapport à la région périphérique du champ visuel. Les aires visuelles adjacentes V2, V3, VP, V3A, et V4 sont aussi rétinotopiques et présentent une magnification corticale même s'il est difficile de définir avec précision une échelle dans ces aires corticales, dans lesquelles les afférences et efférences neuronales sont de plus en plus complexes (Fize et al., 2003; Polimeni, Balasubramanian, & Schwartz, 2006).

2.1.3) Les voies ventrales et dorsales.

Les connexions entre V1 et les autres aires visuelles sont organisées en deux grandes voies, appelées voie ventrale et voie dorsale (Goodale & Milner, 1992). Ces deux voies débutent et partagent des aires communes, V1, V2 et V3, puis se séparent, l'une projetant vers le lobe temporal en passant par les aires V4, TEO, TE et IT (voie ventrale), et l'autre vers le lobe pariétal, en passant notamment par les aires V5/MT, V3A, MST (voie dorsale). La voie ventrale est considérée comme le prolongement de la voie P puisque ses principales caractéristiques sont la sensibilité aux hautes fréquences spatiales et la discrimination des couleurs, faisant de cette voie celle de la reconnaissance et de l'identification d'objets. La voie ventrale est par conséquent surnommée la voie du « what ». A l'inverse, la voie dorsale est considérée comme la continuité de la voie M, présentant une grande sensibilité aux contrastes et aux hautes fréquences temporelles. Elle est, en plus, achromatique tout comme la voie M. La voie dorsale est hautement impliquée dans des processus visuomoteurs et visuospatiaux comme par exemple le guidage visuel durant la saisie d'objet ou alors l'estimation de distance entre différents éléments visuels. Elle est aussi responsable des processus de détection de mouvement (Ungerleider & Haxby, 1994). Elle a été surnommée la voie du « where » (Figure 5).

Il faut cependant noter que les voies dorsale et ventrale ne sont pas de simples prolongements des voies géniculostriées M et P. En effet, même si ces dernières sont strictement distinctes avant d'entrer dans le cortex strié, elles se mélangent considérablement dans le cortex visuel primaire par le biais d'inter-neurones (Callaway, 2005a) laissant penser qu'il est impossible de relier les voies P et M aux voies ventrale et dorsale. Cependant, certaines aires visuelles corticales supérieures sont modulées quasi exclusivement par une seule des deux voies M ou P. Par exemple, l'aire MT de la voie dorsale, n'est pas affectée par un blocage de la voie P, alors que les réponses sont fortement impactées si la voie M est bloquée (Maunsell, Nealey, & DePriest, 1990). La magnification corticale étant plus prononcée en voie ventrale qu'en voie dorsale, il existe une surreprésentation de la région périphérique du champ visuel au niveau de la voie dorsale, et une surreprésentation de la région centrale au niveau de la voie ventrale (Baizer, Ungerleider, & Desimone, 1991).

Les voies ventrale et dorsale sont hiérarchisées, évoluant suivant la complexité des informations sensorielles extraites et de la taille des champs récepteurs neuronaux (Van Essen & Maunsell, 1983). Cependant le cortex visuel n'est pas qu'un processus « bottom up » n'ayant que des projections « feedforward » entre les différentes aires corticales. En réalité, il a été montré que pour chaque projection « feedforward » existante entre deux aires visuelles, il existe aussi des projections « feedback » (Bullier, 2001) qui peuvent notamment participer à des processus attentionnels (Lamme & Roelfsema, 2000). De même, si la dichotomie entre les voies ventrale et dorsale est assez marquée, tant d'un point de vue anatomo-physiologique que dans les déficits comportementaux que leurs lésions respectives induisent, ces deux voies ne sont pas totalement indépendantes et possèdent des interconnexions (voir pour revue Cloutman, 2013).

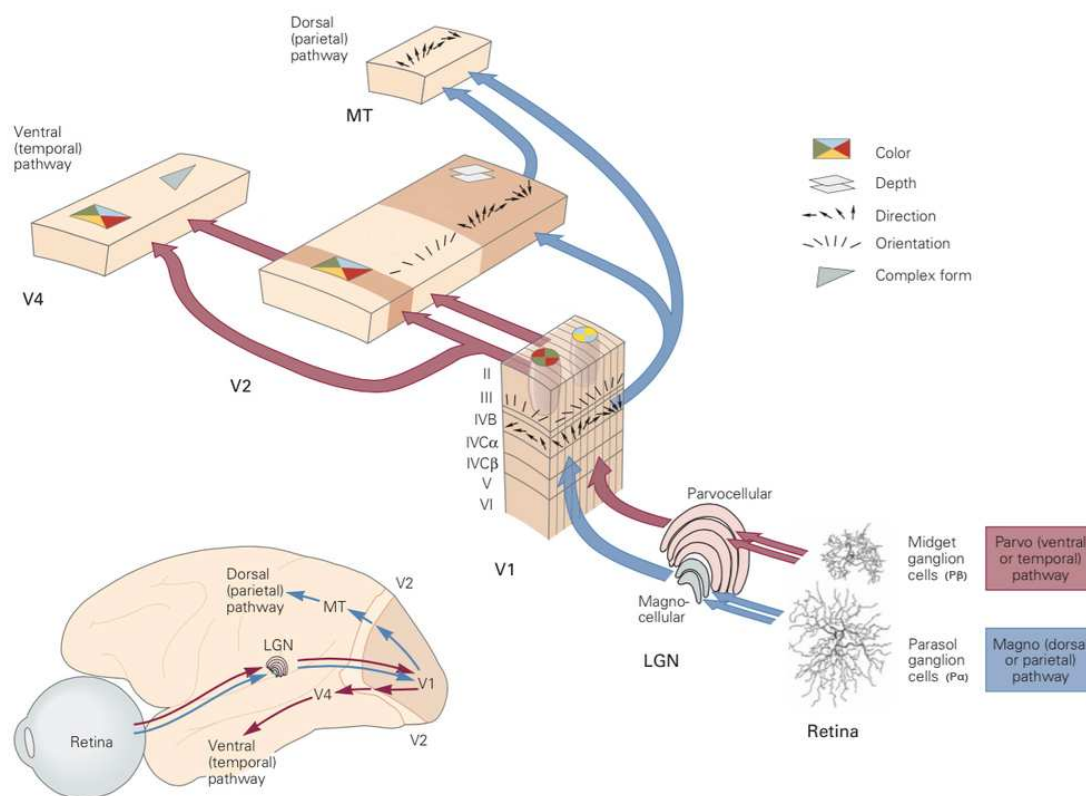


Figure 5 : Organisation du système visuel de la rétine au cortex visuel. La voie parvocellulaire avec la voie ventrale est représentée en rouge. La voie Magnocellulaire avec la voie dorsale est quant à elle représentée en bleu. Il existe aussi des interconnexions entre les deux voies et des projections feedback entre chaque aire mais qui n'ont pas été représentées par souci de clarté. Inspiré de Kandel, Schwartz, & Jessell, (2000).

2.1.4) Le rôle de la vision périphérique.

De la rétine aux aires corticales visuelles supérieures, il existe des différences à la fois morphologiques et physiologiques entre les régions en charge des représentations centrale et périphérique du champ visuel. Ces différences impliquent un traitement de l'information sensorielle qui varie en fonction de l'excentricité du champ visuel.

A) Caractéristiques bas-niveau de la vision périphérique.

- Luminance

La luminance se définit comme l'intensité de rayonnement d'une source lumineuse. Elle est la grandeur mesurable correspondant à la sensation visuelle de luminosité. La luminance apparente en vision périphérique est plus faible qu'en vision centrale (Cole & Jenkins, 1984) et ceci est particulièrement dû aux caractéristiques anatomiques de la rétine. En périphérie, les bâtonnets sont très sensibles à la lumière et peuvent détecter la présence de quelques photons seulement (niveau scotopique). Cependant ces photorécepteurs saturent rapidement si l'intensité lumineuse est importante (niveau photopique), ce qui tend à réduire la luminance apparente en vision périphérique (Stockman & Sharpe, 2006).

- Contraste

La sensibilité au contraste est la faculté de discerner deux niveaux de luminance proche. La sensibilité au contraste diminue avec l'excentricité, et ceci de façon plus importante le long de la rétine temporale que nasale (Anderson, Mullen, & Hess, 1991). Cette diminution de sensibilité au contraste est plus importante que le déclin de la densité des cônes ou des cellules ganglionnaires, mais semble être corrélée à la magnification corticale de V1 (Rovamo, 1983). En vision centrale, la sensibilité au contraste est plus importante pour les hautes fréquences spatiales, alors qu'en vision périphérique, les basses fréquences spatiales sont préférées (Figure 6). Cette préférence aux basses fréquences en vision périphérique reflète la sensibilité de la voie magnocellulaire aux faibles fréquences spatiales (Callaway, 2005b).

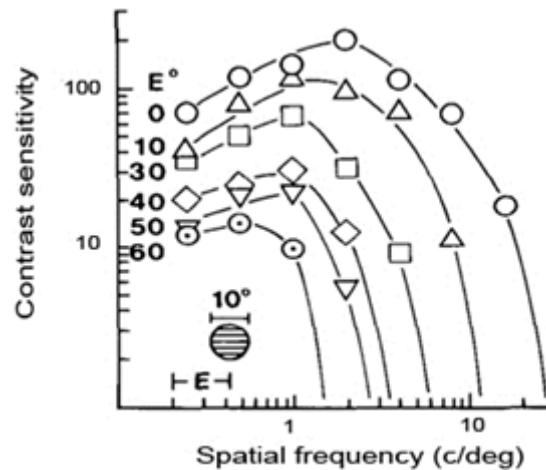


Figure 6 : Evolution de la sensibilité au contraste en fonction de la fréquence spatiale et de l'excentricité. Chaque courbe représente la mesure de sensibilité au contraste pour excentricité donnée (0, 10, 30, 40, 50 et 60°). La vision périphérique est plus sensible aux basses fréquences (Rovamo, 1983).

- Couleur

Comme pour la luminance, la perception de la couleur n'est pas homogène le long du champ visuel. La discrimination et l'identification des couleurs sont plus faibles en vision périphérique qu'en vision centrale (Hibino, 1992). Ce résultat n'est pas surprenant au vu de la répartition des photorécepteurs chromatiques, majoritairement présents au niveau de la fovéa. Cependant il est possible d'identifier des couleurs bien au-delà de la fovéa, et ce jusqu'à plus de 60 degrés d'excentricité (Naïli, Despretz, & Boucart, 2006). En compensant la magnification corticale, les performances sont même homogènes entre 8° et 80° d'excentricité (van Esch, Koldenhof, van Doorn, & Koenderink, 1984).

- Perception du Mouvement

La perception d'un mouvement dans l'ensemble du champ visuel est une propriété écologique importante pour la survie d'une espèce (ex : détecter l'attaque d'un prédateur). La perception du mouvement n'est pas homogène selon l'excentricité, et dépend principalement de sa vitesse. De manière générale, plus la vitesse du mouvement est lente, plus sa détection sera tardive quelle que soit l'excentricité. Pour des vitesses « faibles » (inférieures à 1°/sec), le temps de réaction ainsi que la perception de vitesse augmentent en fonction de l'excentricité. Par contre, pour des vitesses plus rapides, ces deux composantes restent constantes (Tynan & Sekuler, 1982). Au niveau de V1, la grande majorité des

neurones est préférentiellement activée pour des vitesses lentes, alors qu'en périphérie, les neurones montrent une activité plus importante pour les vitesses rapides (Battaglini, Galletti, & Fattori, 1993).

B) Caractérisation haut niveau de la vision périphérique

La vision périphérique possède des caractéristiques bas niveaux bien différentes de la vision centrale. A bien des égards, la vision périphérique semble moins précise et sensible que la vision centrale. Pourtant, il est possible de percevoir et discriminer des stimuli complexes même en vision périphérique.

- Détection des visages

La détection des visages est un traitement holistique de haut niveau (Busigny, Joubert, Felician, Ceccaldi, & Rossion, 2010), réalisée dans la voie ventrale et impliquant principalement la région FFA (Fusiform Face Area) et le sillon temporal supérieur (Ishai, 2008). La détection de visages est pourtant possible bien au-delà de la fovéa, malgré la baisse d'acuité visuelle en vision périphérique (Hershler, Golan, Bentin, & Hochstein, 2010). Il est même possible de discriminer l'émotion ou le genre d'un visage à plus de 30° d'excentricité (Bayle, Schoendorff, Hénaff, & Krolak-Salmon, 2011).

- Catégorisation de scènes visuelles

En situation réelle, la scène visuelle englobe la totalité du champ visuel et malgré les particularités anatomiques et morphologiques de la vision périphérique, Il est tout de même possible d'extraire des informations sémantiques sur la scène observée, même à plusieurs degrés d'excentricité. Par exemple, les performances observées durant une tâche de discrimination d'un animal dans une scène visuelle (tâche de catégorisation super-ordonnée) diminuent de façon linéaire en fonction de l'excentricité, mais elles restent au-dessus de la chance même à plus de 70° d'excentricité (Thorpe, Gegenfurtner, Fabre-Thorpe, & Bülthoff, 2002). Il a aussi été démontré que la perception du « gist » de la scène, c'est à dire la capacité à définir une catégorisation bas niveau de la scène en une simple phrase, est plus efficace en vision périphérique qu'en vision centrale (Larson & Loschky, 2009). L'avantage de la vision périphérique semble dû principalement à l'étendue du champ visuel couvert. Pourtant les performances observées sont supérieures à celles prédites en prenant en

compte la magnification corticale. La vision périphérique semble particulièrement bien percevoir la structure globale de scènes naturelles (Figure 7) (Boucart, Moroni, Thibaut, Szaffarczyk, & Greene, 2013).



Figure 7 : Exemples de structures globales perçues par la vision périphérique (Boucart et al., 2013).

De façon générale, les performances en reconnaissance de stimuli complexes en vision périphérique ne suivent pas la prédiction établie par la magnification corticale et les mesures classiques d'acuité visuelle. L'intégration d'informations de configuration par la vision périphérique permet la reconnaissance de scènes, d'objets ou de visages, qui peuvent jouer un rôle important dans la construction et l'utilisation des représentations spatiales (Strasburger et al., 2011).

2.2) Représentations spatiales

Les représentations internes que nous formons sur la structure spatiale de l'environnement sont indispensables afin de déployer des comportements adaptés et flexibles vis-à-vis de ce dernier. Ces représentations permettent d'intégrer et de mémoriser la position d'éléments présents dans l'environnement, ainsi que les relations spatiales qu'entretiennent ces différents éléments entre eux et par rapport à l'observateur. Saisir un objet, s'orienter sont des tâches quotidiennes dont la planification et le contrôle requièrent généralement de pouvoir s'appuyer sur des représentations spatiales précises. Comme notre environnement n'est pas entièrement présent dans notre champ visuel et que, comme nous l'avons vu précédemment, la représentation de ce dernier est loin d'être homogène, les représentations spatiales se construisent au fur et à mesure des mouvements oculaires, de la rotation de la tête et du reste du corps. De façon remarquable, les représentations de notre environnement nous apparaissent stables malgré ces mouvements extrêmement fréquents, nécessitant donc l'intégration de ces informations posturales liées à l'exploration de ce qui nous entoure.

2.2.1) Emergence d'une représentation spatiale

Durant l'exploration de scènes visuelles naturelles, nous effectuons en moyenne une saccade visuelle toutes les 300 ms (J. Henderson, 2003; Martinez-Conde, Macknik, & Hubel, 2004; Rayner, 1998). Ces mouvements oculaires servent à aligner la fovéa avec une position précise de l'espace, permettant une caractérisation visuelle fine de cette région (Figure 8). Ces mouvements peuvent être endogènes, c'est-à-dire que les connaissances générales sur la scène observée peuvent guider le regard vers une portion spécifique de la scène. Par exemple, il sera facile d'inférer la position d'un clavier d'ordinateur dans un bureau et d'exécuter une saccade vers ce dernier. Les mouvements peuvent aussi être exogènes, c'est-à-dire que le regard est attiré par des éléments de bas niveau de l'environnement comme la densité de bord, la couleur, les mouvements. L'environnement est perçu comme stable durant cette succession de saccades (Castet & Masson, 2000).



Figure 8 : *Durant l'observation d'une scène visuelle (image de gauche), le regard représenté en traits blancs (image de droite) se déplace de nombreuses fois sur des portions précises de l'espace, ici principalement les visages (Yarns, 1967).*

La communauté scientifique a longtemps pensé que cette stabilité était maintenue grâce à la prise en charge continue de l'information visuelle et de son analyse durant une fixation, mais aussi durant les mouvements oculaires (Cattell, 1900), permettant ainsi une mise à jour constante de notre représentation. Il est aujourd'hui reconnu qu'il n'y a pas de prise d'information visuelle lors des saccades oculaires. De nombreuses études ont montré que si des changements apparaissaient dans une scène visuelle durant une saccade, ou un clignement des yeux, ce changement n'était généralement pas perçu (R. A. Rensink, Kevin O'Regan, & Clark, 2000). Ce phénomène, communément appelé « change blindness » peut se produire sur une importante portion de l'espace, voire sur la totalité de la scène visuelle (J. M. Henderson & Hollingworth, 2003; Simons & Levin, 1997). Par exemple, Henderson et Hollingworth (2003) ont modifié la totalité d'une image durant des saccades oculaires en utilisant un réseau de barres opaques (Figure 9), mais cette modification fut perçue moins de 3% du temps. Dès lors, il a été supposé que l'on ne disposait d'aucune représentation interne de notre espace et que les informations de notre environnement n'étaient disponibles que dans l'environnement lui-même (O'Regan & Noë, 2001). Cependant, de nombreux changements sont pourtant bel et bien détectés.

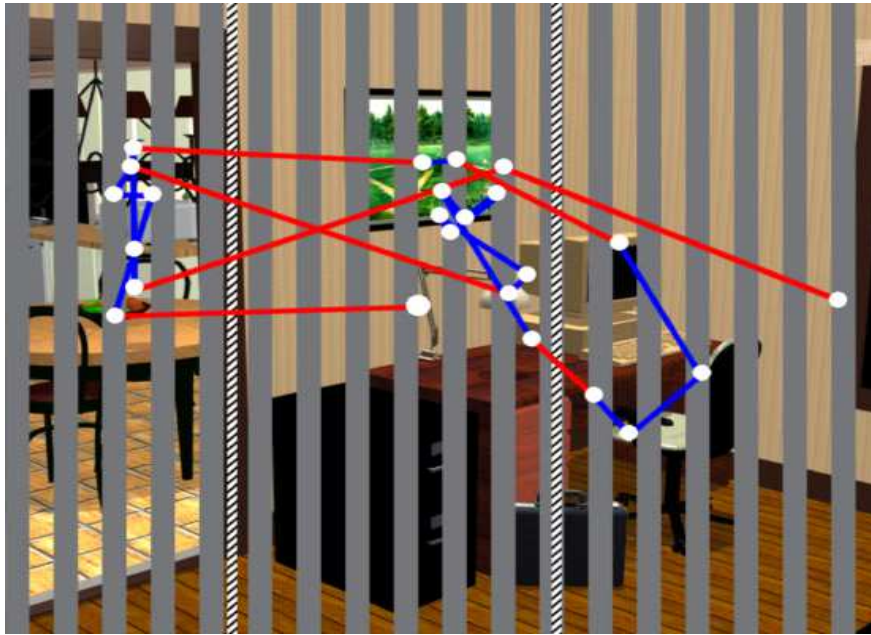


Figure 9 : En déplaçant un réseau de barres grises durant certaines saccades (trait rouge) la totalité de l'image est modifiée. Le changement n'est pas perçu par les sujets bien que ces saccades entraînent un déplacement du regard sur une portion de l'image dépourvue de toute information pertinente sur la scène visuelle (J. M. Henderson & Hollingworth, 2003).

Rensink (2000) a proposé que des changements puissent être détectés si l'attention était spécifiquement focalisée sur les éléments modifiés. Ces éléments focalisés, appelés « proto-objets », peuvent être des détails visuels complexes tant que l'attention est dirigée sur eux, mais seuls des détails de bas niveau seraient sauvegardés après un déplacement attentionnel. Ces informations visuelles enregistrées dans la mémoire de travail seraient accumulées au fur et à mesure de l'exploration visuelle et permettraient de construire et de mettre à jour une représentation globale appelée « schéma de la scène », comprenant l'agencement spatial (« scene layout ») ainsi que le « gist » de la scène visuelle. Ce schéma, stocké en mémoire à long terme, permettrait d'accéder plus rapidement à certaines portions de l'espace d'intérêts afin d'accéder à nouveau à des détails précis de la scène visuelle par l'exploration sensorielle de ces portions de l'espace. Cette théorie suggère que nous formions des représentations assez pauvres de l'environnement, supposant des capacités limitées de la mémoire visuelle pour sauvegarder des détails précis.

En opposition avec cette hypothèse, plusieurs études ont montré qu'il était possible de se remémorer le type, l'orientation, et surtout la position d'objets présents dans la scène même après une dizaine de mouvements oculaires (Hollingworth, 2004, 2005). Les objets

nouveaux seraient d'abord pris en charge par la mémoire visuelle à court terme grâce à un focus attentionnel, puis seraient sauvegardés dans la mémoire visuelle à long terme, garantissant leur stabilité durant l'exploration d'une scène visuelle (Hollingworth, 2006). Ces observations sont en accord avec les récentes études sur la mémoire visuelle à long terme (Brady, Konkle, Alvarez, & Oliva, 2008; Konkle, Brady, Alvarez, & Oliva, 2010), montrant qu'il est possible de mémoriser en détail plus de 2500 objets présentés pendant un court laps de temps (3 secondes).

Par conséquent, si la nature des informations visuelles mémorisées au cours de l'exploration de scènes visuelles reste encore sujette à débat, les études les plus récentes tendent à montrer que ces informations permettent l'émergence de représentations spatiales détaillées. Mais dans quels référentiels codons-nous ces informations spatiales ?

2.2.2) Représentations égocentrées

Durant une tâche de pointage, il a été montré que la trace mnésique de la position d'un objet est biaisée par des mouvements oculaires survenant durant la période de rétention (Henriques, Klier, Smith, Lowy, & Crawford, 1998). Cette observation suggère que la position des objets soit représentée dans un référentiel centré sur l'œil. D'autres études ont montré que le codage de la position des objets dans l'espace pouvait aussi être influencé par l'orientation de la tête et celle des épaules (Brotchie, Andersen, Snyder, & Goodman, 1995; Soechting, Tillery, & Flanders, 1990). L'ensemble de ces travaux ont en commun l'existence de représentations centrées sur l'observateur, dites représentations égocentrées. Les représentations égocentrées sont donc dépendantes du point de vue (Diwadkar & McNamara, 1997; Shelton & McNamara, 1997). Elles semblent particulièrement présentes durant des actions de pointage ou de saisies d'objets qui sont des actions essentielles pour interagir avec notre environnement (Lacquaniti, 1998; Medendorp, Beurze, Van Pelt, & Van Der Werf, 2008).

L'enregistrement unitaire de neurones a mis en évidence l'existence de représentations égocentrées au niveau cortical. De nombreux neurones de la voie dorsale, et plus particulièrement ceux de l'aire pariétale postérieure 7a chez le primate, présentent une modulation de leur réponse à des stimuli visuels en fonction de l'orientation de la tête et de

la direction du regard (Andersen, Essick, & Siegel, 1985; Snyder, Grieve, Brotchie, & Andersen, 1998). Les neurones dans l'aire interpariétale latérale (LIP), répondent à des stimuli visuels avant même qu'ils atteignent leur champ récepteur, probablement via l'intégration d'une « copie de l'efférence motrice » (Duhamel, Colby, & Goldberg, 1992). Ce mécanisme permet une cartographie dynamique des objets dans un repère centré sur l'œil. L'intégration de ces différents repères égocentrés (œil, tête, buste, main...) semble se réaliser principalement au niveau du cortex pariétal postérieur (voir pour revue Cohen & Andersen, 2002). De façon générale, il a été montré que la voie dorsale est fortement impliquée dans la représentation égocentrée durant des tâches impliquant une action motrice (Creem & Proffitt, 2001).

2.2.3) Représentations allocentrées

Les représentations égocentrées ne sont pas optimales dans toutes les circonstances. Durant un simple déplacement par exemple, avoir une représentation égocentrée de l'espace qui nous entoure implique de recalculer à chaque instant la position des éléments présents par rapport à soi, représentant un coût cognitif élevé. De nombreuses recherches chez le rongeur ont pu montrer l'existence d'un autre type de représentation spatiale, non pas centré sur soi mais centré sur l'environnement lui-même (Morris, Hagan, & Rawlins, 1986). Ce type de représentation permet de définir les relations spatiales entre les éléments de l'environnement, indépendamment de la position de l'observateur ; elle est dite allocentrée (Figure 10).

Il a été suggéré que les représentations de type allocentré fonctionnaient comme des cartes dont les éléments sont indexés de façon globale, créant une carte cognitive de l'environnement (O'Keefe & Nadel, 1978). Cette carte cognitive peut cependant présenter de nombreuses imprécisions métriques, la différenciant d'une carte géographique classique (Stevens & Coupe, 1978). Tout comme les représentations égocentrées, les représentations allocentrées semblent dépendre de l'orientation sous laquelle l'espace a été observé (Roskos-Ewoldsen, McNamara, Shelton, & Carr, 1998). Malgré cela, les représentations allocentrées semblent particulièrement utilisées durant des tâches de navigation (Foo, Warren, Duchon, & Tarr, 2005; Kuipers, Tecuci, & Stankiewicz, 2003).

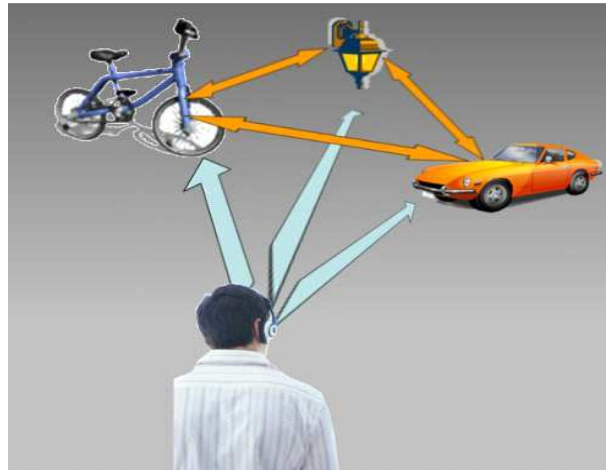


Figure 10 : Représentations égo- et allo- centrées. Dans les représentations égocentrées, les positions des objets sont codées par rapport à l'observateur (flèches bleues), alors que dans les représentations allocentrées (flèches oranges), elles sont codées par rapport aux objets eux-mêmes, indépendamment du point de vue de l'observateur.

Au niveau cérébral, les représentations allocentrées semblent émerger d'un réseau impliquant trois structures que sont l'hippocampe, le cortex rétrospécial et le cortex parahippocampique. L'hippocampe serait essentiel pour la mémorisation des localisations spatiales d'objets, ainsi que leur intégration au cours du temps (Copara et al., 2014). Le cortex rétrospécial permettrait d'intégrer les relations de direction entre les objets d'une scène visuelle (Takahashi, Kawamura, Shiota, Kasahata, & Hirayama, 1997). Quant au cortex parahippocampique, il montre une forte sensibilité au contenu de la scène, ce qui suggère un rôle important dans l'association des objets et de leurs positions avec un contexte visuel (voir pour revue (Ranganath & Ritchey, 2012)). Le rôle particulier de chacune de ces structures et leurs interactions reste cependant encore sujet à débats (voir pour revue (Ekstrom, Arnold, & Iaria, 2014)).

Comme il a été discuté précédemment, les représentations égocentrées sont importantes pour la réalisation de tâches de pointage ou de saisie. Pourtant de nombreuses études ont pu aussi observer l'influence d'informations allocentrées durant ces tâches motrices. Barry et al (1997) par exemple, ont observé que la précision de pointage était plus grande lorsque la cible était congruente avec une information contextuelle (dessin d'un paysage). Cette amélioration dans la précision de pointage a été observée même si les informations de contexte étaient implicites (Carrozzo, Stratta, McIntyre, & Lacquaniti, 2002;

Krigolson & Heath, 2004). Il a été montré que les repères visuels présents durant la mémorisation de la cible biaisaient aussi les réponses de pointage en plus d'en améliorer la précision (Diedrichsen, Werner, Schmidt, & Trommershäuser, 2004). Ces dernières étaient systématiquement distordues vers le repère le plus proche (Figure 11).

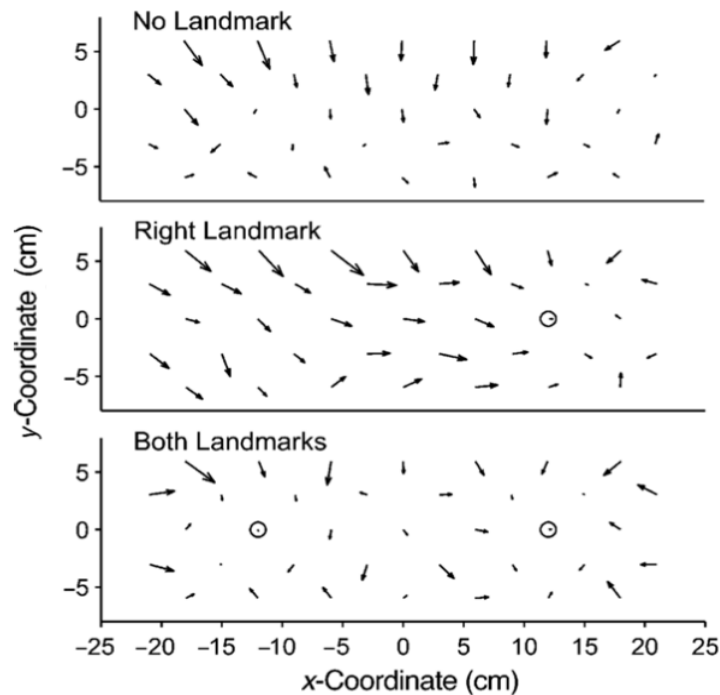


Figure 11 : La présence de repères visuels durant la mémorisation d'une position biaise de façon systématique le pointage, et améliore la précision pour les pointages proximaux. Chaque vecteur représente la distance moyenne entre la position pointée et la position réelle de la cible et les repères sont représentés par un rond. (Diedrichsen et al., 2004).

Ainsi la réalisation de tâches de pointage ou de saisie s'appuierait à la fois sur des représentations égocentrées mais aussi allocentrées.

2.2.4) Coexistence et interactions des représentations spatiales

Si ces deux représentations coexistent tant d'un point de vue comportemental que neuronal, comment ces 2 types de représentation interagissent ? Existe-t-il des facteurs qui modulent leurs interactions ? Sont-elles indépendantes ou fusionnent-elles pour obtenir une seule et unique représentation ? Il existe plusieurs cas de figures envisageables : (1) L'un des types de représentation spatiale est dominant et supprime l'autre, ne laissant qu'une représentation existante (veto). (2) Les représentations spatiales fusionnent de façon

optimale, aboutissant à une seule représentation, plus précise que chaque représentation isolée (combinaison intégrale). (3) Chaque représentation demeure ségrégée, mais chacune exerçant une influence sur l'autre (combinaison partielle) (4) Les représentations égocentrées et allocentrées sont indépendantes, et coexistent sans interaction.

Il a d'abord été montré que les représentations allocentrées dominaient et supprimaient les représentations égocentrées si des repères visuels étaient disponibles durant la mémorisation de la localisation d'un objet (Sheth & Shimojo, 2004). Les auteurs ont suggéré que la suppression des représentations égocentrées permettait de résoudre les conflits lorsque les représentations égo et allocentrées n'étaient pas congruentes, ne laissant qu'une seule information spatiale existante, probablement la plus fiable dans un contexte environnemental et comportemental donné. Des résultats similaires ont été rapportés par Lemay et al (2004). Ils ont étudié l'interaction entre ces deux types de représentation en mesurant indépendamment les réponses de pointage effectuées à partir d'informations égocentrées et allocentrées, puis en les comparant aux réponses de pointage produites lorsque ces deux sources d'informations spatiales étaient disponibles. Les réponses de pointage pour cette dernière condition étaient similaires aux réponses observées durant la condition allocentrée (Lemay, Bertram, & Stelmach, 2004b).

Ces résultats ont depuis été contrastés par de récentes études cherchant à modéliser les réponses motrices durant des tâches de pointage, en utilisant notamment le modèle de vraisemblance (« likelihood »). Le modèle de vraisemblance est un modèle de combinaison d'indices, fusionnés au sein d'une représentation unique dans laquelle le poids alloué à chaque indice dépend de sa fiabilité. La fiabilité d'un indice a été décrite comme l'inverse de la variance des réponses comportementales lorsqu'elles sont exclusivement dépendantes de cet indice (Battaglia, Jacobs, & Aslin, 2003; Hillis, Ernst, Banks, & Landy, 2002). Byrne & Crawford (2010) ont déterminé la fiabilité des indices allocentrés et égocentrés de façon indépendante, en utilisant la dispersion des réponses motrices. Durant cette étape, ils ont appliqué une vibration sur les indices allocentrés, modulant ainsi leur stabilité mais pas leur fiabilité. En utilisant un modèle de maximum de vraisemblance, ils ont prédit la performance de pointage durant une condition où les deux indices étaient non congruents. Or, le poids des indices allocentrés observé était proche des poids prédits par le modèle de vraisemblance, suggérant l'existence d'une combinaison entre les indices

allocentrés et égocentrés. A la différence de l'étude de Lemay et al, la représentation égocentrée ne serait donc pas supprimée en présence d'une représentation allocentrée mais participerait bel et bien à la mémorisation de la position d'un objet. Cette combinaison serait cependant partielle, puisque le poids des indices allocentrés observés était inférieur au poids prédit par le modèle de combinaison intégrale. Les auteurs ont suggéré que l'instabilité entraînée par les vibrations était un facteur heuristique contribuant à diminuer le poids des indices allocentrés. A l'inverse, Byrne & Henriques (2013) ont observé qu'en modulant la densité et la luminosité des indices allocentrés, il était possible d'augmenter le poids des indices allocentrés sans modifier leur fiabilité. Ces deux études montrent que des facteurs heuristiques indépendants de la fiabilité des indices peuvent influencer la façon dont indices allocentrés et égocentrés sont combinés pour estimer la position d'une cible visuelle.

Outre les facteurs heuristiques, de nombreux facteurs peuvent modifier directement la fiabilité des indices allocentrés et égocentrés. Le délai temporel entre la mémorisation d'une cible et une action envers celle-ci entraîne par exemple une diminution importante de la fiabilité des indices égocentrés, favorisant ainsi les indices allocentrés (Y. Chen, Byrne, & Crawford, 2011; Hay & Redon, 2006). Le type de tâche exécutée (Bridgeman, Peery, & Anand, 1997) et l'âge (Lemay, Bertram, & Stelmach, 2004a) s'avèrent aussi être des facteurs affectant la fiabilité de ces indices.

En conclusion, ces différentes études laissent à penser que l'exécution de tâches motrices s'appuie à la fois sur des représentations égocentrées et allocentrées, dont la combinaison dépend principalement de la fiabilité respective de ces représentations, mais aussi de nombreux facteurs inhérent à chacun.

2.2.5) Rôle de la vision périphérique dans la formation d'une représentation spatiale

Peu d'études ont cherché à déterminer l'influence de la vision périphérique dans l'élaboration de nos représentations spatiales. Pourtant nous avons vu que la vision périphérique pouvait apporter de nombreuses informations visuelles comme la détection d'éléments excentrés, la perception de « gist » de la scène ou encore son organisation spatiale.

A) Représentation égocentrée et vision périphérique

A première vue, l'influence de la vision périphérique dans la construction de représentations égocentrées peut sembler mineure. Durant des tâches motrices, le regard est en effet très souvent dirigé vers l'objet d'intérêt. Il existe en fait une concordance entre la représentation égocentrée et la position du regard (Nakashima & Shioiri, 2014). Il est cependant possible de saisir des objets même excentré comme par exemple saisir une tasse tout en lisant un journal ou une thèse passionnante. Si la précision d'un geste de saisie est plus faible lorsque l'objet d'intérêt n'est pas directement fixé (Prablanc, Echallier, Komilis, & Jeannerod, 1979), il n'en demeure pas moins que la vision périphérique apporte suffisamment d'informations pour rendre possible l'exécution de ces tâches motrices. Ce n'est pas le cas pour les personnes souffrant d'ataxie optique qui présentent d'importantes difficultés pour saisir des objets situés en périphérie de leur champ visuel (Perenin & Vighetto, 1988). Pourtant elles ne sont atteintes ni de troubles moteurs ni de troubles visuels. De façon remarquable, si l'objet est de nouveau fixé, les performances de saisie redeviennent normales (Figure 12).



Figure 12 : Une personne atteinte d'ataxie optique présente de grandes difficultés à saisir un objet situé en périphérie de son champ visuel (A), alors que la saisie est normale lorsque l'objet est fixé (Clavagnier, Prado, Kennedy, & Perenin, 2007).

Ces observations et des études en imagerie fonctionnelle ont permis d'établir l'existence de deux réseaux corticaux impliqués dans la saisie, l'un pour la saisie d'objets situés en vision centrale et l'autre pour la saisie d'objets situés en vision périphérique (Clavagnier et al., 2007; Prado et al., 2005). Le rôle et l'intérêt d'un système spécifique pour la vision périphérique suscite de nombreuses interrogations, restant pour le moment sans

réponse précise. Cela suggère néanmoins que des représentations égocentrées puissent émerger à partir d'informations collectées en vision périphérique.

L'émergence de représentations égocentrées implique l'intégration de signaux, visuels ou non-visuels, rendant compte notamment de la position des yeux dans leur orbite. Toutes les études montrant une modulation des réponses cellulaires en fonction de la position du regard suggèrent qu'à l'échelle de la population neuronale, il n'existe aucune préférence d'une région spécifique de l'espace (Bremmer, 2000). Pourtant, une récente étude d'électrophysiologie réalisée chez le singe a montré que la plupart des neurones de V1 codant pour la vision périphérique présentait une préférence de la région du droit-devant, c'est-à-dire la portion de l'espace située en face de soi (tête et tronc alignés). Cette préférence implique que pour un objet identique, la majorité des neurones en charge du champ visuel périphérique présentent un gain d'excitabilité maximal lorsque leur champ récepteur est positionné droit-devant, que lorsqu'il est excentré (Figure 13) (J. B. Durand, Trotter, & Celebrini, 2010).

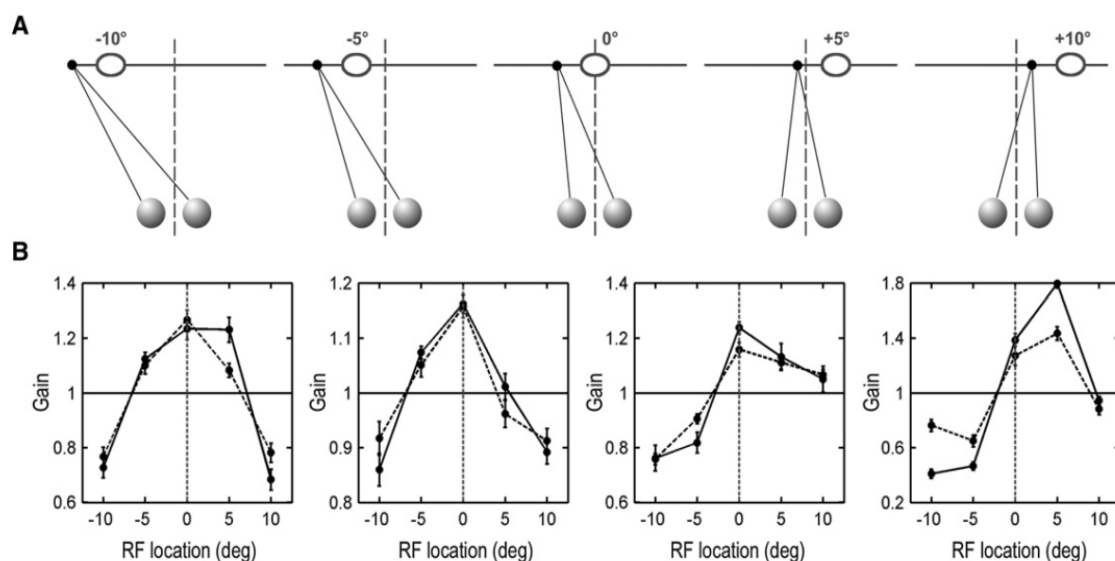


Figure 13 : Sélectivité au droit-devant de neurones de V1 périphérique. A) Protocole expérimental. Les 5 directions du regard testées étaient déterminées afin de positionner le champ récepteur des neurones étudiés (ellipses) à différentes distances par rapport à l'axe droit-devant (lignes verticales pointillées). B) Résultats. Profils de gain des réponses neuronales évoquées par une même stimulation visuelle dans le champ récepteur en fonction de la direction du regard testée (courbes pleines : stimulation visuelle binoculaire ; courbes pointillées : stimulation visuelle monoculaire). Pour les 4 sites d'enregistrement présentés, comme pour la majorité des neurones enregistrés dans V1 périphérique, le gain est le plus important lorsque les champs récepteurs sont situés droit-devant (J. B. Durand et al., 2010).

Les objets qui se trouvent droit-devant revêtent une valeur comportementale particulière, en tant que cibles privilégiées pour des actions dirigées ou en tant qu'obstacles durant la locomotion (Grubb, Reed, Bate, Garza, & Roberts, 2008). Cette étude laisse supposer que la perception de notre environnement en vision périphérique est donc modulée par la position du corps. Cependant aucun résultat similaire a été retrouvé chez l'homme, et il n'est pas exclu que ces réponses neuronales aient aucun impact comportemental. Des études physiologiques et comportementales supplémentaires chez l'Homme sont nécessaires afin de comprendre les interactions entre la vision périphérique et les représentations égocentrées de l'espace environnant.

B) Représentations allocentrées et vision périphérique

Le contexte et les éléments d'une scène visuelle sont les points centraux de l'organisation de la représentation allocentrée. La vision périphérique est capable d'extraire des informations contextuelles sur la scène ainsi que de discerner certains éléments de la scène situés à plusieurs dizaines de degrés d'excentricité. Pourtant très peu d'études ont questionné directement l'influence de la vision périphérique dans la construction de représentations spatiales.

Krigolson et al (2007) ont réalisé une expérience dans laquelle les sujets devaient pointer en direction d'une cible mémorisée en présence de 4 repères visuels situés à différentes excentricités (4°, 6° et 8°). Les auteurs ont observé que bien que les indices proximaux (4°) et médiaux (6°) avaient un effet bénéfique sur la précision des réponses de pointage, les indices distaux (8°) n'avaient, eux, aucune influence. Cela suggère que le codage allocentré d'un objet est réduit aux relations spatiales qu'il entretient avec des objets dans son voisinage proche (< 8°). Cette observation est cohérente avec deux autres études (Diedrichsen et al., 2004; Fiehler, Wolf, Klinghammer, & Blohm, 2014), montrant que seuls les éléments visuels les plus proches de la cible influent sur les réponses de pointage. Dans leur ensemble, ces études suggèrent que seules les régions para et péri fovéales apporteraient des informations pertinentes pour le codage allocentré. L'implication de ces régions a déjà été constatée au moyen d'une approche différente, où il a été mesuré que l'information para et péri fovéale située entre 2.4° et 4.1° pouvait être implicitement mémorisée durant de courtes présentations pour ensuite faciliter la recherche visuelle d'une

cible (T/L) (van Asselen & Castelo-Branco, 2009). Si dans cette étude, il ne s'agit pas de tâche motrice ni de tâche de pointage, la mémorisation de la position d'une cible se fait tout de même en fonction d'éléments visuels adjacents, correspondant à un codage allocentré. Les auteurs suggèrent que la vision para et péri fovéale peut extraire implicitement le contexte d'une scène visuelle, ce qui pourrait créer une relation spatiale entre l'objet d'intérêt et la scène facilitant la recherche visuelle.

Les études discutées ci-avant tendent à montrer que l'information visuelle située en périphérie n'aurait pas ou peu d'influence sur la construction de représentations allocentrées. Cependant, la majorité d'entre elles utilise des scènes visuelles artificielles très pauvres en indice visuel. Même l'étude la plus récente (Fiehler et al., 2014) utilisant des images de petit déjeuner présente au maximum une dizaine d'objets proximaux, et un ou deux indices distaux. De plus, à l'exception de l'étude de Van Asselen et al (2009), l'exploration des scènes demeurerait libre pendant une durée importante (environ 3 secondes) rendant délicate toute interprétation sur le rôle de la vision périphérique durant ces tâches de pointage. Ainsi, de nombreuses interrogations restent en suspens. Existe-t-il un codage allocentrique entre des éléments distaux capturés en vision périphérique et un élément d'intérêt analysé en vision centrale? Est-ce toujours le cas si des indices proximaux, présents en vision péri ou para foveale sont disponibles? Ce codage peut-il émerger dans le temps d'une simple fixation entre 2 saccades (environ 200 msec)? Les observations obtenues avec des scènes artificielles sont-elles transposables à des scènes plus naturelles?

En conclusion, peu de preuves tangibles attestent l'existence d'une relation entre vision périphérique et construction de représentations spatiales égocentrées ou allocentrées. Pourtant, comme nous le verrons dans le paragraphe suivant, la perte de la vision périphérique chez les personnes atteintes de glaucome ou de rétinite pigmentaire, est synonyme d'une altération de la cognition spatiale. Des études complémentaires sont donc nécessaires pour mieux comprendre le(s) rôle(s) de la vision périphérique dans la construction de représentations mentales de l'espace.

2.3) Vision tubulaire et représentation spatiale.

La perte de la vision périphérique entraîne une vision dite tubulaire. Cette altération du champ visuel se retrouve chez les personnes atteintes de rétinites pigmentaires ou de glaucomes. Ces maladies sont spécifiques à la rétine et au nerf optique. Elles sont dites dégénératives, c'est-à-dire que l'intégrité de l'organe visuel est dégradée de façon progressive, réduisant au fil du temps la taille du champ visuel jusqu'à la cécité totale. Cependant, cette dégénérescence se fait bien souvent sur quelques années voire plusieurs dizaines dans le cas de rétinite pigmentaire, laissant relativement intacte durant toute cette période la vision centrale. Cette caractéristique essentielle fait que les glaucomes ou les rétinites pigmentaires sont des maladies bien différentes de celles entraînant une cécité congénitale.

2.3.1) Caractéristiques des maladies entraînant une vision tubulaire

Les rétinites pigmentaires et les glaucomes sont deux maladies partageant des symptômes physiologiques et comportementaux semblables, mais leurs origines et leurs prévalences sont, elles, bien différentes.

A) Les rétinites pigmentaires

La prévalence des rétinites pigmentaires est de l'ordre d'une personne atteinte sur quatre mille, et touche indifféremment les deux sexes (Puech, Kostrubiec, Hache, & François, 1991). L'origine de cette maladie est génétique, et une cinquantaine de gènes a d'ores et déjà été impliquée dans son apparition (Daiger, Sullivan, & Bowne, 2013). Cette maladie est particulièrement hétérogène sur ce plan car différentes modifications génétiques peuvent entraîner un même phénotype, rendant difficile sa caractérisation. Néanmoins, les modifications génétiques semblent entraîner un changement dans l'environnement cellulaire engendrant l'apoptose (mort cellulaire) des photorécepteurs. Le gène de la rhodopsine est principalement altéré chez les personnes atteintes de rétinites pigmentaires ce qui expliquerait que la perte touche en premier lieu les bâtonnets et donc la vision périphérique (Hamel, 2006).

Cette perte s'initie généralement à l'adolescence, au niveau de la périphérie moyenne puis s'étend ensuite vers la périphérie lointaine de la rétine (Figure 14). A un stade avancé de la maladie, le champ visuel se rétrécit jusqu'en vision centrale, aboutissant parfois à une cécité totale après plusieurs dizaines d'années d'évolution (Grover, Fishman, & Brown, 1998). La progression de la dégénérescence est plus ou moins rapide selon les personnes et le type de rétinite pigmentaire, mais on estime qu'en moyenne, le champ visuel est réduit de moitié tous les 7 ans (Grover, Fishman, Anderson, Alexander, & Derlacki, 1997). La progression de la maladie est le plus souvent bilatérale. A noter que seuls les photorécepteurs sont touchés, alors que les cellules bipolaires restent intactes.

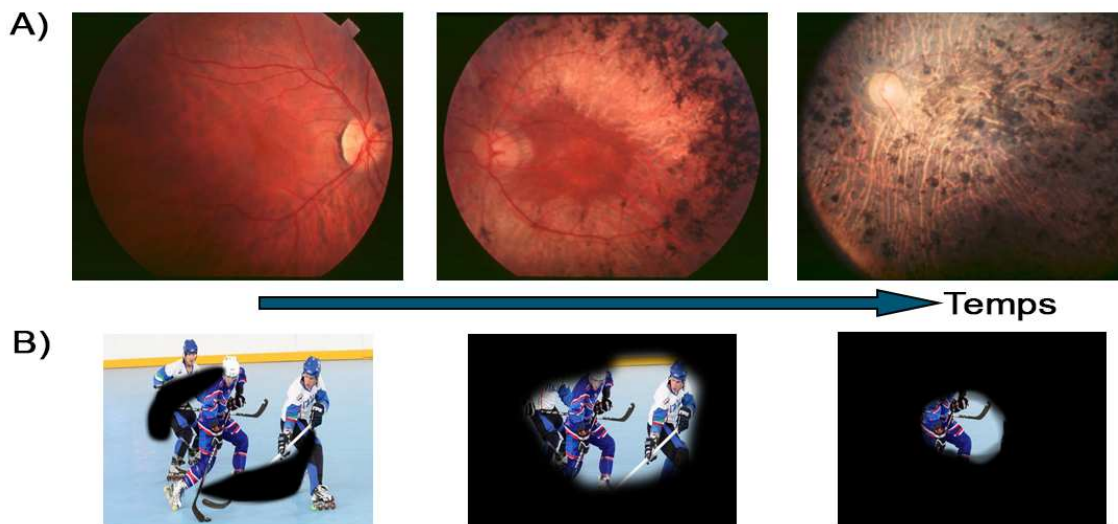


Figure 14 : Evolution d'une rétinite pigmentaire au cours du temps. A) Image de rétine chez des patients atteints de rétinite pigmentaire. B) Schématisation du champ visuel associée à l'évolution de la maladie. La mort cellulaire des bâtonnets entraîne un rétrécissement progressif du champ visuel (images de rétine tirées de Hamel, 2006).

La rétinite pigmentaire peut être primaire, c'est-à-dire qu'elle implique uniquement la rétine, ou syndromique, atteignant d'autres systèmes sensoriels comme dans le syndrome d'Usher, avec dégénérescence partielle ou profonde du système auditif ayant pour origine une malformation des cellules ciliées (Bonnet & El-Amraoui, 2012).

Même si certaines techniques de thérapie génique semblent prometteuses (voir pour revue Petrs-Silva & Linden, 2013), à l'heure actuelle, aucun traitement n'est capable de stopper l'évolution de la maladie ou de restaurer la vision. Il existe cependant quelques approches thérapeutiques pour ralentir la dégénérescence des photorécepteurs comme

réduire l'exposition au rayon lumineux ou augmenter l'apport de vitamines A et E (Berson et al., 1993).

B) Les glaucomes

Les glaucomes sont décrits comme un groupe de maladies oculaires touchant l'intégrité du nerf optique (Casson, Chidlow, Wood, Crowston, & Goldberg, 2012). La prévalence des glaucomes évolue selon l'âge de la population. Aux alentours de quarante ans, la prévalence est d'environ une personne atteinte sur cent, alors qu'elle est de une personne sur dix au-delà de soixante-quinze ans (Klein & Klein, 2013). Cette maladie est la deuxième cause de cécité dans le monde et touchera potentiellement près de 80 millions de personnes en 2020 (Quigley & Broman, 2006). Il existe plusieurs types de glaucomes mais tous entraînent potentiellement une perte progressive de la vision périphérique jusqu'à une cécité complète de façon similaire aux rétinites pigmentaires. Il est possible de définir sommairement deux grandes catégories de glaucomes : les glaucomes chroniques, dits à angle ouvert, et les glaucomes aigus dits à angle fermé (Figure 15). Environ 80% des glaucomes sont chroniques, mais la perte du champ visuel est souvent plus importante pour les glaucomes aigus (Day et al., 2012). Dans les deux cas, la physiopathologie des glaucomes n'est pas encore totalement comprise, mais l'augmentation de la pression intraoculaire semble jouer un rôle majeur dans la dégénérescence des cellules (voir pour revue Weinreb, Aung, & Medeiros, 2014). L'augmentation de la pression intraoculaire due à une dérégulation du flux de l'humeur aqueuse pourrait altérer le transport de facteurs trophiques axonaux (facteurs nutritifs) ou encore modifier l'apport en glutamate créant un stress oxydatif entraînant la mort cellulaire (Almasieh, Wilson, Morquette, Cueva Vargas, & Di Polo, 2012). Aujourd'hui il est toujours difficile de connaître les raisons de l'apparition d'un glaucome, mais certains facteurs génétiques ont été identifiés comme propices au développement de la maladie.

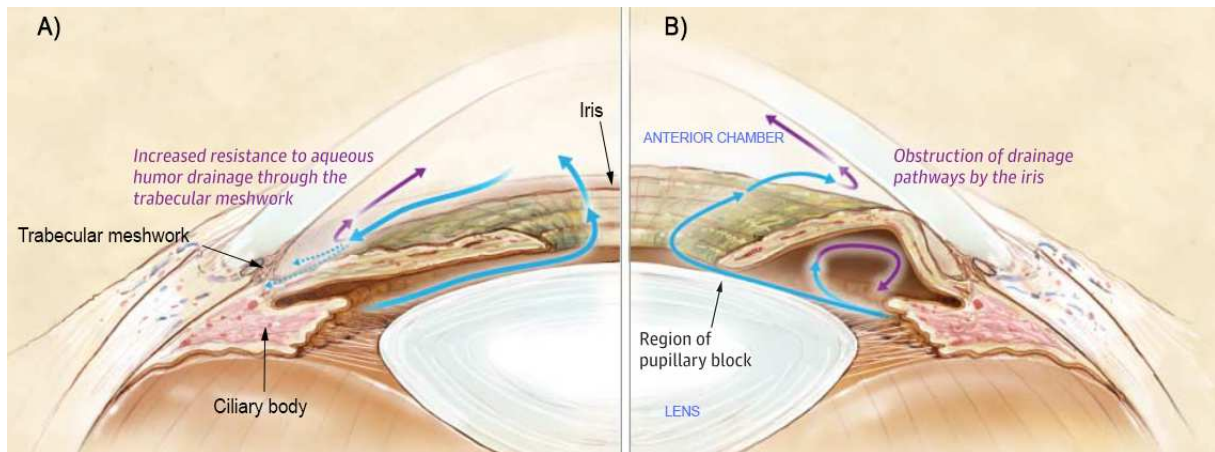


Figure 15 : Flux de l'humeur aqueuse lorsque l'œil est atteint par un glaucome. De façon générale, l'humeur aqueuse est générée par le filtrage du sang au niveau du corps ciliaire, puis se déplace dans la chambre antérieure où elle est filtrée au niveau du réseau trabéculaire (flèches bleues). Pour un glaucome de type angle ouvert (A), l'augmentation de la résistance au drainage à travers le réseau trabéculaire augmente la pression intraoculaire (flèche violette). Pour un glaucome de type angle fermé (B), cette augmentation est due à l'obstruction du flux par l'iris. Inspiré de Weinreb et al. (2014).

Si les conséquences de la maladie sont pour l'heure irréversibles, il est parfois possible de stopper son avancée en diminuant la pression intraoculaire par opération laser (principalement dans le cadre de glaucomes aigus) ou par médication. Le dépistage est donc primordial pour prendre en charge le plus tôt possible cette maladie avant l'apparition des premiers symptômes. Malheureusement, le dépistage est généralement encore trop tardif, engendrant chez les personnes atteintes une vision tubulaire avec une importante réduction du champ visuel.

2.3.2) Vivre avec une vision tubulaire

Les glaucomes et les rétinites pigmentaires entraînent une réduction du champ visuel plus ou moins sévère selon l'avancée de la maladie. Les difficultés rencontrées par les personnes atteintes évoluent selon l'état de la pathologie, rendant difficile une catégorisation exacte des déficits. Néanmoins, certains troubles visuels apparaissent dès les premières altérations du champ visuel.

A) Les troubles de la vision tubulaire

La baisse de la vision scotopique est fréquemment décrite comme un symptôme majeur chez les personnes atteintes de rétinite pigmentaire (Heckenlively, Yoser, Friedman,

& Oversier, 1988) ou de glaucome (Nelson, Aspinall, & O'Brien, 1999). La vision périphérique est en effet principalement supportée par l'activité des bâtonnets, essentiels à la vision en condition scotopique. La baisse de la vision scotopique est associée à des difficultés d'adaptation au changement de luminosité. La majeure partie des personnes ayant une vision tubulaire dit être régulièrement atteinte d'éblouissements (Gawande, Donovan, Ginsburg, & Marmor, 1989). Cette difficulté peut être en partie compensée par l'utilisation de lunettes de soleil et de filtres adaptés.

La perte progressive du champ visuel est parfois associée à une diminution de l'acuité visuelle et de la détection de contraste (Alexander, Derlacki, & Fishman, 1995; Lindberg, Fishman, Anderson, & Vasquez, 1981). La vision centrale peut être affectée même si le scotome n'est que périphérique. Dans ce cas, l'utilisation de verres correctifs permet d'assurer pendant un temps un bon fonctionnement de la vision centrale.

Outre l'acuité visuelle, la discrimination des couleurs peut aussi être altérée (Kalmus, Luke, & Seedburgh, 1974; Merin & Auerbach, 1976). Cette altération peut avoir lieu à la fois sur les canaux rouge-vert ou bleu-jaune (Omar, Dain, & Herse, 2005), mais s'exprime le plus souvent par une tritanopie, c'est-à-dire l'absence de vision de la couleur bleue (Merin & Auerbach, 1976).

L'ensemble de ces troubles visuels a pour conséquence de rendre difficile un grand nombre de tâches cognitives au quotidien. Elles sont plus longues à réaliser et présentent un taux d'erreur plus important, les rendant parfois irréalisables. Il est complexe d'en établir une liste précise car les difficultés rencontrées varient à la fois en fonction des patients et de l'état d'avancée de leur maladie. Le mode opératoire pour identifier les déficits des personnes atteintes de vision tubulaire est principalement le questionnaire. Ces derniers proposent plusieurs actions types du quotidien et les participants évaluent la difficulté rencontrée durant leur réalisation. Les actions proposées sont bien souvent très spécifiques et variées, comme par exemple « traverser une route avec relativement peu de trafic » ou alors « descendre seul des escaliers non familiers » (Lowe & Drasdo, 1992). Si ces questionnaires ont le mérite de cibler des déficits spécifiques, il est cependant délicat de clarifier quelles sont les capacités cognitives impactées et pourquoi. Néanmoins il est possible de les regrouper en plusieurs grands points :

- La mobilité :

Les personnes atteintes de vision tubulaire rapportent notamment avoir des difficultés durant les déplacements (Geruschat, Turano, & Stahl, 1998; Ramulu, 2009). La réduction du champ visuel réduit leur vitesse de déplacement, et augmente la quantité d'obstacles heurtés ainsi que leur peur de tomber (Black et al., 1997; Friedman, Freeman, Munoz, Jampel, & West, 2007). Leur orientation est aussi altérée (Herse, 2005; Turano, Rubin, & Quigley, 1999). La baisse de la vision scotopique rend les déplacements plus difficiles en condition scotopique et la diminution de l'adaptabilité au changement de luminosité réduit, elle, la mobilité et les activités en condition photopique (lorsque les personnes passent d'un milieu extérieur à intérieur par exemple).

- La lecture :

A un stade avancé de la maladie, l'altération de la perception des couleurs, la réduction de la sensibilité au contraste et de l'acuité visuelle rendent les tâches impliquant la vision centrale plus difficiles. La lecture est régulièrement rapportée comme une tâche difficile pour une partie de la population atteinte de vision tubulaire (Szlyk et al., 2001). Cependant, les performances de lecture observées ne sont pas toujours en accord avec les difficultés rapportées par les personnes. Avec une taille de caractères adaptée, la vitesse de lecture n'est pas ou peu réduite (Ramulu, 2009). Il a été suggéré que l'origine des troubles de la lecture est principalement due aux difficultés à suivre une ligne d'écriture et à passer à la ligne suivante (Viswanathan, 1999).

- Les recherches visuelles :

Les personnes atteintes de vision tubulaire disent régulièrement éprouver des difficultés à trouver de petits articles tels que des pièces ou des clés laissées sur une table (Lowe & Drasdo, 1992) ou tombées à leurs pieds (Viswanathan, 1999). Ces actions reposent sur une tâche quotidienne récurrente appelée recherche visuelle. Les recherches visuelles sont un pré requis pour nombre de nos fréquentes interactions avec l'environnement (saisir un téléphone, trouver un produit dans un supermarché, chercher un ami dans une foule compacte...). Plusieurs études ont montré que les personnes atteintes de vision tubulaire présentaient un temps de recherche plus important que les sujets contrôles, faisant écho

aux impressions rapportées par les questionnaires (Kuyk, Liu, & Fuhr, 2005; Smith, Crabb, & Garway-Heath, 2011; Tadin, Nyquist, Lusk, Corn, & Lappin, 2012). Smith et al., 2011 ont testé vingt sujets atteints de glaucome durant des recherches visuelles utilisant deux types de scènes différents, l'un artificiel, l'autre impliquant des images réelles (Figure 16). Avec des scènes artificielles, les personnes atteintes de vision tubulaire présentaient des performances en recherches visuelles similaires à celles du groupe contrôle. En revanche, lorsqu'il s'agissait de recherches visuelles impliquant de retrouver un objet précis dans une scène visuelle réelle, leurs temps de recherches étaient significativement plus importants que pour le groupe contrôle. Les auteurs ont suggéré que la différence de performance observée entre les deux types de scènes serait due au fait que la vision tubulaire réduirait la possibilité de s'appuyer sur des informations contextuelles et sémantiques présentes dans les scènes naturelles mais nécessitant la vision périphérique pour leur extraction. Or ces informations permettent d'établir des relations spatiales entre les objets et la scène visuelle qui peuvent faciliter la recherche visuelle (voir pour revue Wolfe, Võ, Evans, & Greene, 2011).



Figure 16 : Exemples de différents types de scènes pouvant conduire à une recherche visuelle. Dans les scènes artificielles utilisant la tâche de Landolt C, il est nécessaire de retrouver le C possédant une orientation spécifique. La durée de la recherche visuelle est en moyenne proportionnelle au nombre de distracteurs (A). Les personnes atteintes de vision tubulaire sont aussi rapides que les personnes ayant une vision saine dans cette tâche. En revanche, leur temps de recherche visuelle est plus long lorsqu'il implique de retrouver des objets dans une scène visuelle réelle (B) (Smith et al., 2011).

Par exemple, chercher une personne dans une scène guidera le regard à une certaine hauteur du sol limitant l'exploration de la scène et accélérant le temps de recherche. Chez

les personnes atteintes de vision tubulaire, les relations spatiales entre les objets et la scène visuelle pourraient être altérées ou incomplètes.

2.3.3) Des représentations spatiales altérées :

Les difficultés d'orientation, de navigation et de recherche visuelle sont les témoins d'une altération des représentations mentales de l'espace. Cette altération impacte le quotidien des personnes atteintes de vision tubulaire mais peu d'études ont démontré directement en quoi l'absence de vision périphérique est préjudiciable à la construction de représentations spatiales.

En réalisant une tâche de pointage vers un objet présenté un court instant (tâche de bissection), Turano (1991) a observé que certaines personnes atteintes de vision tubulaire présentaient un niveau de précision faible pour estimer une position dans l'espace. Des résultats similaires ont été observés avec une tâche de jugement de distance relative, durant laquelle les sujets ont dû estimer la proximité d'un objet par rapport à d'autres (Turano & Shuchard, 1991). Cependant, aucune corrélation claire entre les niveaux de performance et la taille du champ visuel résiduel n'a pu être mise en évidence, suggérant une forte variabilité interindividuelle dans les altérations induites par la perte de la vision périphérique. Ces résultats suggèrent tout de même qu'une restriction du champ visuel peut entraîner une altération de la perception spatiale, et notamment une capacité réduite à extraire les relations spatiales entre objets présents dans la scène visuelle. Ainsi, la vision tubulaire pourrait impacter la construction de représentations allocentrées.

En utilisant un casque de réalité virtuelle, Turano et al. (2005) ont étudié la capacité de personnes atteintes de glaucome ou de rétinite pigmentaire à utiliser des indices égocentrés et allocentrés lors de déplacements. Les patients devaient se déplacer vers une colonne (repère égocentré), située au voisinage d'autres éléments visuels (repères allocentrés). Les résultats ont mis en évidence que ces personnes utilisaient principalement des indices égocentrés au dépend des indices allocentrés. Les auteurs ont alors supprimé les indices égocentrés durant la phase de déplacement, forçant les sujets à estimer la position de la colonne face aux autres éléments visuels. En absence de repère égocentré, l'erreur de déplacement était de plus en plus grande à mesure que l'angle entre la position

finale estimée et les indices visuels augmentait (Figure 17). Contrairement à l'étude précédente, l'erreur était particulièrement corrélée à la taille du champ visuel résiduel ($r=0.73$, $p=0.01$), suggérant que le déficit était en partie due à l'impossibilité de voir simultanément l'objectif et les indices allocentrés.

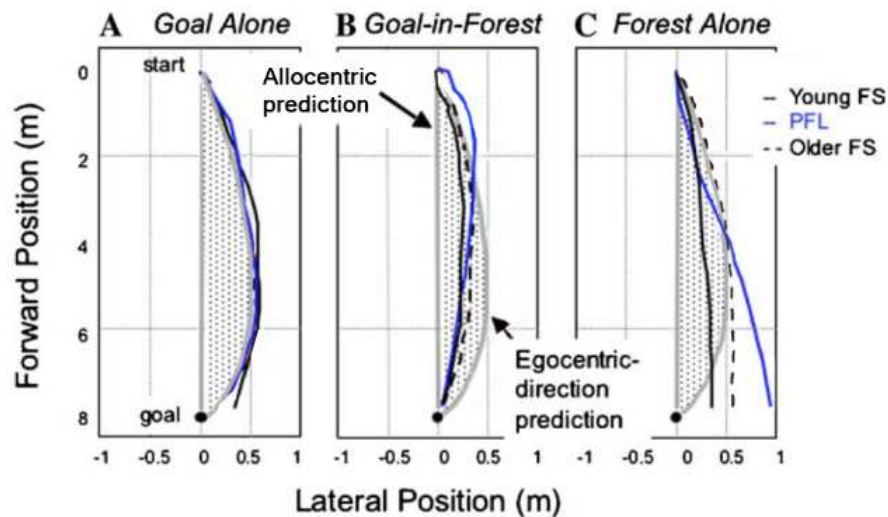


Figure 17 : Déplacement vers un objectif en fonction d'indices visuels égocentrés (goal) et allocentrés (forest). Lorsque seuls les indices allocentrés sont présents (C), le déplacement vers un point donné produit une erreur plus importante chez les personnes atteintes d'une perte de la vision périphérique (PFL, déplacements représentés en bleu) que chez des personnes ayant un champ de vue complet (FS, déplacements représentés en noir). Interprété de Turano, Yu, Hao, & Hicks, (2005).

L'impact de la vision tubulaire sur la construction de représentations spatiales allocentrées a été observé dans des conditions de grandes scènes visuelles par deux autres études (Fortenbaugh, Hicks, Hao, & Turano, 2007; Fortenbaugh, Hicks, & Turano, 2008). Dans ces études, les sujets devaient dans un premier temps explorer un environnement puis dans un deuxième temps, restituer la position d'objets préalablement observés. Les sujets observaient soit une scène visuelle réelle (couloir de bureaux) au travers d'une vision tubulaire pathologique (rétinite pigmentaire) (Fortenbaugh et al., 2008), soit une scène virtuelle au travers d'une vision tubulaire simulée par un masque couvrant les informations visuelles périphériques (champ visuel résiduel de 10, 20, 30 ou 40°) (Fortenbaugh et al., 2007). Dans les deux études, les résultats obtenus ont montré que la diminution de la taille du champ visuel entraîne une augmentation des erreurs de localisation spatiale. Les auteurs ont suggéré que cet effet était dû en grande partie à une sous-estimation des distances entre les objets durant la construction même de la représentation spatiale et non à sa restitution. Le fait que les observations soient similaires à la fois pour un environnement réel

ou virtuel et une vision tubulaire pathologique ou simulée laisse supposer que la distorsion de la représentation spatiale est due principalement à la perte de la vision périphérique et non à des biais expérimentaux ou à des processus extérieurs. Cela confirme aussi l'intérêt de simuler la vision tubulaire pour étudier les rôles fondamentaux de la vision périphérique malgré des variabilités individuelles et des mécanismes adaptatifs développés chez les personnes atteintes de glaucome ou de rétinite pigmentaire. En outre, ces deux études montrent que l'usage de la réalité virtuelle est une excellente méthode pour masquer la vision périphérique et en tester les conséquences dans des tâches contrôlées. L'utilisation des casques de réalité virtuelle a l'avantage de masquer toutes les informations extérieures tout en contrôlant avec précision l'information visuelle donnée à l'utilisateur.

En conclusion, la vision tubulaire induite par les glaucomes et rétinites pigmentaires impacte de façon drastique la vie quotidienne des personnes atteintes. En particulier, la perte de la vision périphérique semble grandement altérer les représentations spatiales et notamment les représentations allocentrées, perturbant les interactions avec l'environnement. Ces perturbations sont d'autant plus problématiques qu'aucun traitement médical n'est à ce jour disponible pour restaurer le champ visuel perdu et les fonctions qui lui sont associées. L'utilisation de dispositifs de suppléance pourrait compenser certaines fonctions cognitives telles que l'orientation ou la localisation d'objet, à condition qu'ils soient adaptés.

2.4) Les technologies d'assistance pour les personnes déficientes visuelles

A défaut de pouvoir complètement soigner certaines pathologies, de nombreux dispositifs d'assistance ont été élaborés pour pallier les déficits engendrés. Dans le domaine de la vision, les dispositifs d'assistance les plus rencontrés sont certainement la canne blanche et le chien guide. Ils sont communément utilisés pour assister la mobilité piétonne, incluant des processus d'orientation et de détection des obstacles. Ces dispositifs bien qu'efficaces, sont souvent jugés stigmatisants et parfois même dévalorisants pour certaines personnes déficientes visuelles. Cela est particulièrement vrai pour les personnes atteintes de vision tubulaire. Les glaucomes et rétinites pigmentaires n'étant pas des maladies

congénitales, les personnes atteintes ont vécu pendant longtemps avec une vision saine et en totale autonomie. De plus, la vision tubulaire permet bien souvent l'exécution de tâches visuelles complexes grâce à la vision centrale relativement préservée. Par conséquent l'apparition de la maladie et de ses symptômes est parfois déniée, et l'utilisation de dispositifs d'assistance visibles comme la canne blanche n'est alors pas acceptée.

L'émergence de l'électronique embarquée permet d'imaginer de nouveaux dispositifs plus discrets et potentiellement mieux acceptés. On distingue deux types d'approches de technologies d'assistance : une approche dite « holistique », qui cherche à restituer l'information visuelle dans sa totalité et une approche « fonctionnelle », qui vise à faciliter l'accomplissement de tâches spécifiques, comme la navigation par exemple (Jouffrais, 2011).

2.4.1) Les dispositifs d'assistance basés sur une approche holistique

L'objectif des dispositifs d'assistance utilisant une approche holistique est de restituer l'intégralité des informations sensorielles manquantes. Dans le cadre de personnes atteintes de vision tubulaire, l'objectif est donc de restituer l'ensemble des informations visuelles situées en dehors de leurs champs visuels. Les caméras actuelles sont particulièrement performantes et petites et peuvent capturer à tout instant l'intégralité d'une scène visuelle à la place du système visuel défaillant. L'une des difficultés majeures réside donc dans la conception d'interfaces adaptées qui permettent de transmettre ce même contenu dans la résolution spatiale et temporelle optimale. Plusieurs techniques ont été envisagées et testées. Elles se divisent en 2 grands types d'approche que sont d'une part la substitution sensorielle et d'autre part les neuroprothèses.

- La substitution sensorielle

Le principe de la substitution sensorielle consiste à capturer les informations d'une modalité sensorielle puis de les transformer pour les restituer via une autre modalité sensorielle. Dans le cadre de la déficience visuelle, la substitution sensorielle consiste le plus souvent à transmettre les informations visuelles via les modalités tactile ou auditive.

Paul Bach-y-Rita et ses collaborateurs ont été des pionniers dans ce domaine en utilisant la modalité tactile. Leur premier dispositif utilisait une caméra sur trépied, captant

les informations visuelles pointées par l'utilisateur. Ces informations étaient ensuite converties en signaux tactiles transmis par une large matrice de vibreurs placée sur le dossier d'une chaise (Bach-Y-Rita, Collins, Saunders, White, & Scadden, 1969) (Figure 18A). Des améliorations significatives ont par la suite été apportées à ce dispositif. La portabilité du dispositif a été améliorée grâce à l'avènement des technologies mobiles comme les caméras embarquées (Figure 18B), et la stimulation tactile a été revue, en stimulant d'autres parties du corps qui, comme la langue, ont une meilleure résolution perceptive (Figure 18C) (voir pour revue Bach-y-Rita & W. Kercel, 2003). Ces travaux novateurs ont donné un éclairage intéressant sur la plasticité cérébrale. Cependant, malgré de nombreuses années de recherches, les récupérations fonctionnelles offertes par ces dispositifs restent très faibles, permettant uniquement de détecter des formes grossières et à fort contraste (Sampaio, Maris, & Bach-y-Rita, 2001).

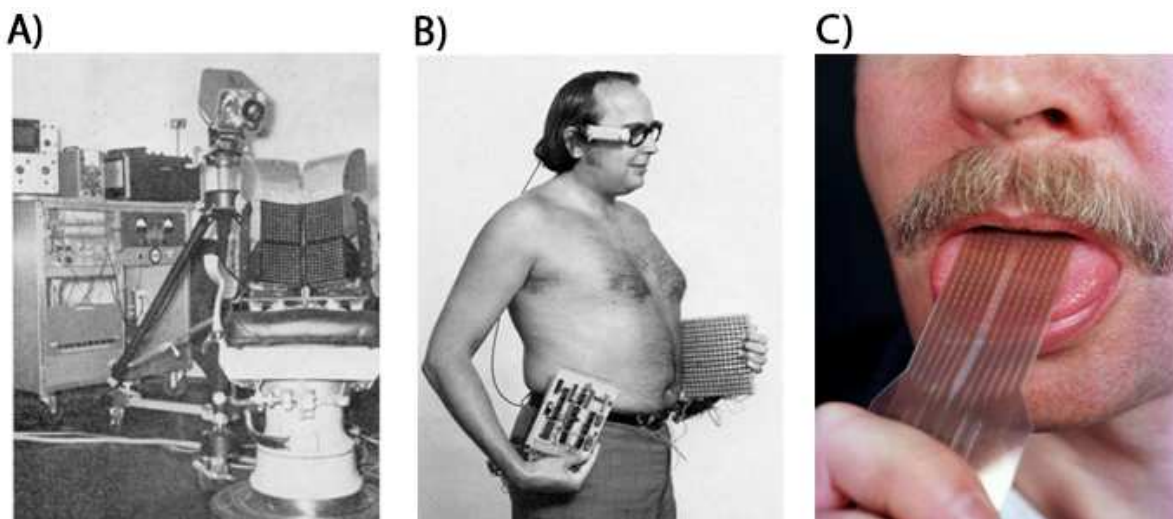


Figure 18 : Evolution des dispositifs de suppléance visuelle basés sur une interface tactile. Les premiers designs élaborés par l'équipe de Bach-y-Rita (A) ont évolué vers des designs embarqués (B) stimulant différentes portions du corps dont la langue (C).

La modalité auditive a elle aussi été utilisée à plusieurs reprises pour transmettre des informations visuelles aux non-voyants. Un grand nombre de prototypes ont été élaborés et principalement depuis les deux dernières décennies (par exemple: Arno, Capelle, Wanet-Defalque, Catalan-Ahumada, & Veraart, 1999; Durette & Louveton, 2008; Meijer, 1992). De manière générale, ces dispositifs convertissent une information visuelle en une information auditive en modulant plusieurs propriétés sonores dont principalement la fréquence, l'intensité et le délai interaural (Figure 19).

Ces dispositifs ont été testés dans plusieurs expériences psychophysiques impliquant des tâches de discrimination et de localisation d'objets. Malgré un long apprentissage, le temps d'exécution de ces tâches dans des conditions simplifiées (faible encombrement spatial, nombre de formes d'objets limitées, fort contraste entre les objets et l'arrière-plan) excédait plusieurs dizaines de secondes (Arno et al., 1999; Auvray, Hanneton, & O'Regan, 2007; Hanneton, Auvray, & Durette, 2010). En utilisant l'un des systèmes les plus connus, « the vOICe » développé par Meijer (1992)(Figure 19), les personnes mettaient en moyenne 80 secondes pour localiser une simple forme noire sur une table blanche, et ce, après un entraînement de trois heures (Auvray et al., 2007). Ces performances paraissent clairement insuffisantes pour une utilisation quotidienne.

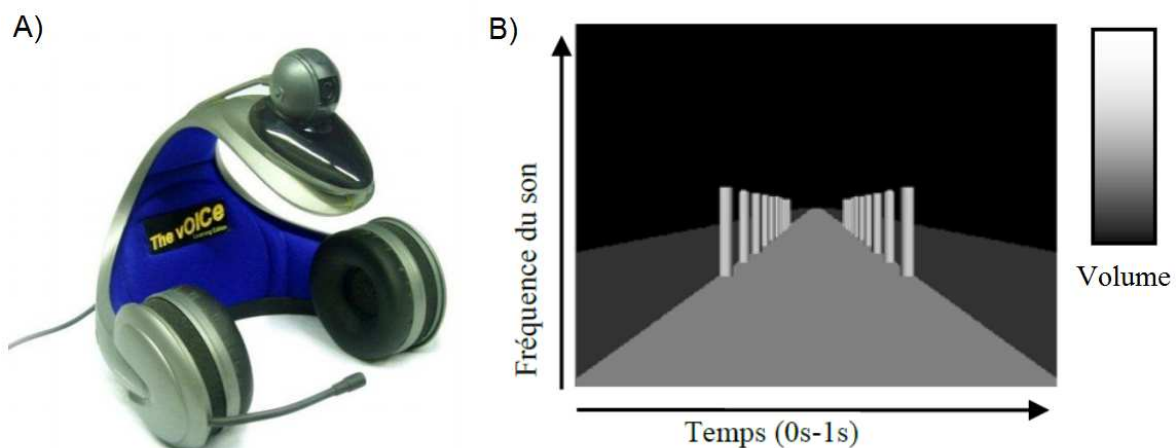


Figure 19 : Exemple de dispositif auditif (« the voice ») (A) modulant la fréquence, l'amplitude et la durée du signal sonore pour retranscrire une information visuelle (B) (Meijer, 1992).

- Les neuroprothèses

Dans de nombreuses causes de cécité, y compris les glaucomes et les rétinites pigmentaires, ce sont les premiers relais du système visuel (œil ou nerf optique) qui sont déficients. Par conséquent, l'information lumineuse n'est plus transmise au système visuel central qui reste néanmoins fonctionnel. Les neuroprothèses visuelles cherchent à restaurer une perception visuelle grâce à une caméra directement connectée à la partie fonctionnelle du système visuel. L'information lumineuse captée par la caméra est convertie en

microstimulations électriques appliquées sur les premiers relais encore fonctionnels du système visuel. Plusieurs dispositifs ont été élaborés, stimulant différentes portions du système visuel comme la rétine (Chow et al., 2004; Grumet, Wyatt, & Rizzo, 2000; Humayun et al., 1999), le nerf optique (Brelén et al., 2006; Veraart et al., 1998) ou encore le cortex visuel (Dobelle, 2000; Fernández et al., 2005).

La conception de neuroprothèses visuelles a été rendue possible suite à la découverte qu'une stimulation électrique à la surface du cortex visuel entraînait un percept lumineux, appelé phosphène (Brindley & Lewin, 1968; Penfield & Rasmussen, 1950). Ces phosphènes sont des points lumineux perçus dans le champ visuel, et qui ont une position, une taille et une luminosité variables selon la position de l'électrode mais aussi la fréquence et l'intensité de la stimulation. En multipliant le nombre de microstimulations simultanées, il est théoriquement possible de multiplier le nombre de phosphènes perçus et donc de retransmettre une information visuelle complexe (Figure 20).

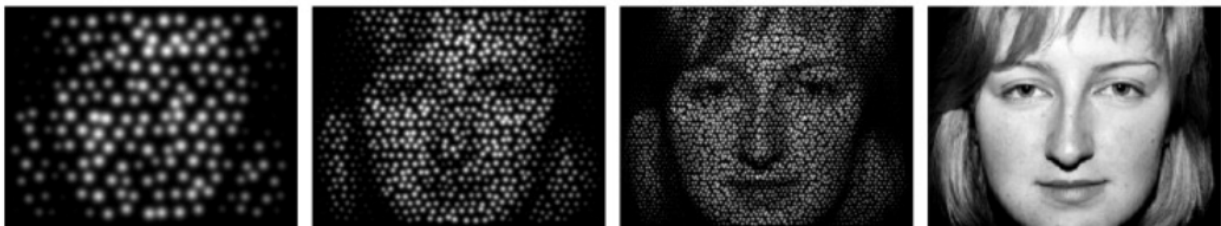


Figure 20 : Représentation d'un visage avec un nombre de phosphènes croissant. L'augmentation du nombre de phosphènes permet d'augmenter la définition de l'image obtenue. A l'heure actuelle, un dispositif a reçu une autorisation clinique. Il contient 60 microélectrodes, c'est à dire cinq fois moins que ce qui est représenté sur l'image de gauche (S. C. Chen, Suanning, Morley, & Lovell, 2009).

Malheureusement, les neuroprothèses se heurtent toujours à de nombreux défis biotechnologiques tels que le nombre, la taille, la forme des électrodes, leur alimentation, leur biocompatibilité, etc., mais aussi la prise en compte de la complexité du traitement de l'information le long des voies visuelles nerveuses. Après plusieurs dizaines d'années de recherche et développement, seuls quelques prototypes de neuroprothèses visuelles ont été évalués cliniquement chez l'Homme.

L'un des implants approuvés pour des évaluations cliniques est l'implant Argus II créé par la compagnie californienne Second Sight. Cet implant est un implant épi-rétinien (Figure 21), essentiellement développé pour des personnes atteintes de rétinite pigmentaire ayant

abouti à une cécité. Il est constitué d'une matrice de soixante électrodes selon un arrangement de 6×10 électrodes. Il permet donc en théorie d'afficher soixante phosphènes simultanément et offre tout au plus la possibilité de détecter des formes simples et à fort contraste (Stronks & Dagnelie, 2014). Les capacités visuelles des personnes implantées sont très faibles, avec une acuité de 20/1260, c'est à dire largement en dessous du seuil de cécité fixé par l'OMS (20/500).

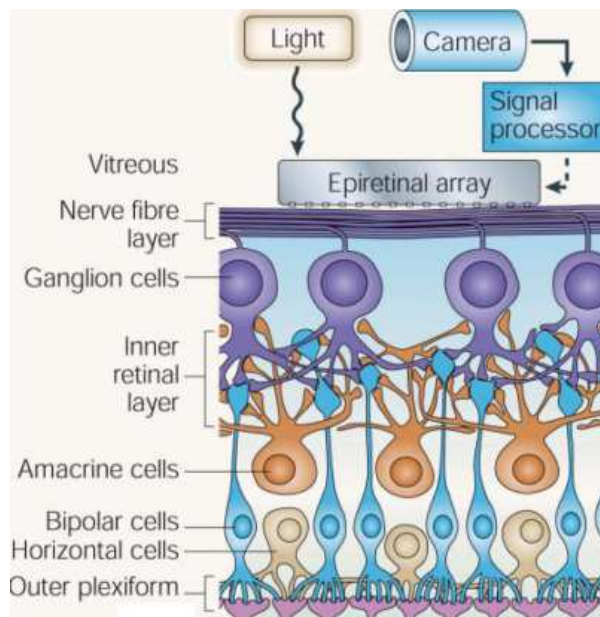


Figure 21 : Positionnement d'un implant épi-rétinien. L'implant est placé à la surface même de la rétine, au niveau des fibres nerveuses. La lumière est captée par une caméra. Inspiré de Merabet, Rizzo III, Amedi, Somers, & Pascual-Leone, (2005).

En conclusion, l'approche holistique, qu'elle soit basée sur les neuroprothèses visuelles ou sur la substitution sensorielle, semble prometteuse sur le principe et montre des résultats intéressants en laboratoire (Kaczmarek, 2000; Stronks & Dagnelie, 2014). Cependant, les faibles résolutions de ces dispositifs provoquent d'énormes difficultés perceptives et cognitives, même dans des tâches simples. Par conséquent, aucun de ces systèmes n'est utilisable aujourd'hui dans un environnement naturel où les scènes visuelles sont beaucoup plus complexes et diverses qu'en laboratoire (encombrement visuel important, changement de luminosité, diminution des contrastes, etc.)

2.4.2) Les dispositifs d'assistance basés sur une approche fonctionnelle

Au lieu de restaurer une perception de la scène visuelle dans son ensemble, des informations spécifiques de la scène peuvent être sélectionnées et transformées en informations auditives ou tactiles utiles pour réaliser des tâches particulières telles que la localisation d'objets d'intérêt, la mobilité, ou encore l'orientation. Ainsi les informations transmises sont adaptées et permettent l'exécution de tâches jugées difficiles par les personnes atteintes de déficience visuelle. Cette approche a pour avantage, de limiter le nombre d'informations transmises et de les communiquer uniquement en fonction des besoins. Elle pourrait donc permettre d'améliorer leur compréhension et de réduire de possibles effets délétères sur la perception de l'environnement naturel. En contrepartie, l'approche fonctionnelle est généralement spécifique à une tâche précise et adaptée à un type de déficience. Les approches fonctionnelles basées sur les nouvelles technologies rencontrent un certain succès auprès des utilisateurs déficients visuels (Ye, Malu, Oh, & Findlater, 2014). Dans le cadre de la navigation pour personnes aveugles par exemple, des outils comme le Kapten² ou le Trekker³ disponibles dans le commerce sont régulièrement utilisés par cette population. Les interfaces non-visuelles de ces GPS (Global Positioning System) permettent aux déficients visuels de s'orienter plus facilement en indiquant par interface vocale une route à suivre ainsi que les noms de rues et points d'intérêts situés autour d'eux. Pour la lecture, il existe aussi plusieurs applications commercialisées sur smartphone comme KNFB reader⁴ qui lit et retranscrit par interface vocale le contenu d'un texte. Cependant les dispositifs que nous venons de citer sont moins pertinents pour les personnes atteintes de vision tubulaire qui sont souvent capables de lire ou d'interagir avec les interfaces visuelles comme par exemple celle de leur téléphone portable.

- Les dispositifs d'assistance spécifiques à la vision tubulaire

Il existe des dispositifs d'assistance spécifiquement élaborés pour les personnes atteintes de vision tubulaire. Ces dispositifs se veulent adaptés, cherchant à pallier certaines difficultés que rencontrent ces patients dans leur vie quotidienne, en mettant généralement à profit leur vision résiduelle.

² <http://www.kapsys.com/modules/movie/scenes/home/>

³ <http://www.humanware.com/fr-france/home>

⁴ <http://www.knfbreader.com/#top-section>

Certains de ces dispositifs visent à répondre aux difficultés d'adaptation à des variations brusques de luminosité et à la perte de la vision scotopique. Berson, Mehaffey, & Rabin, (1973) ont été les premiers à utiliser des lunettes militaires pour la vision de nuit afin d'intensifier la lumière perçue en condition scotopique. A l'origine très peu portable, le dispositif s'est amélioré à plusieurs reprises pour faciliter son utilisation (Mancil et al., 2005; Morrissette, Marmor, & Goodrich, 1983) mais son aspect toujours encombrant et son affichage monochrome vert limitent son acceptabilité auprès des déficients visuels.

D'autres dispositifs cherchent à améliorer la détection d'obstacles situés en vision périphérique. Pour ce faire, ces technologies d'assistance projettent dans le champ visuel résiduel l'information qui était présente dans la partie aveugle. Une des possibilités envisagées consiste par exemple à compresser l'information visuelle avec une « minification » optique (comme le fait de regarder des jumelles à l'envers) (Kozlowski & Jalkh, 1985; Krefman, 1981). Une autre technique basée sur des prismes a été imaginée pour dévier la lumière reçue par un œil. Ainsi deux images différentes sont captées lors de chaque fixation (Woods, Giorgi, Berson, & Peli, 2010), multipliant artificiellement par deux la taille du champ visuel. Finalement une équipe a mis au point des lunettes filmant les informations visuelles placées en dehors du champ visuel, pour les restituer sous forme de contours (Vargas-Martin & Peli, 2002b). Ces lunettes dites de réalité augmentée permet de surimposer ces images de contour directement sur l'image réelle observée par l'utilisateur (Figure 22).

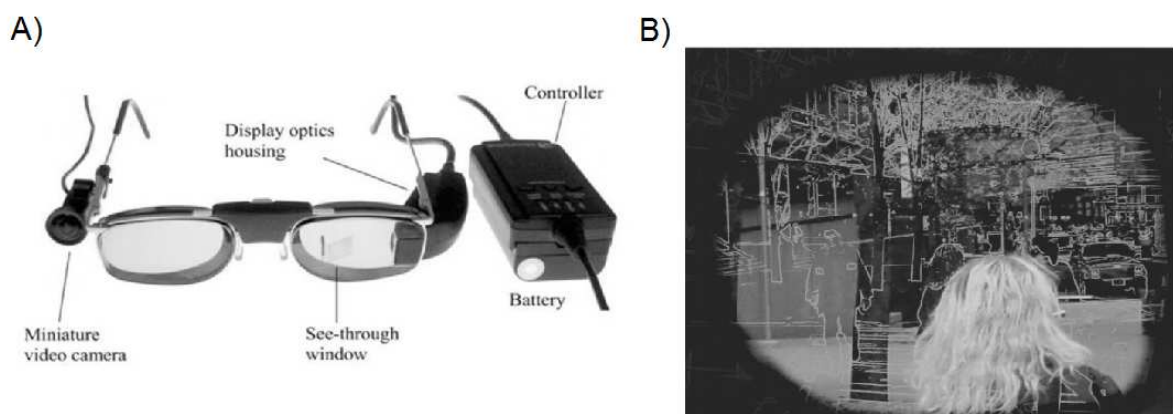


Figure 22 : Dispositif d'assistance basé sur l'utilisation de la vision résiduelle des personnes atteintes de vision tubulaire. Les lunettes de réalité augmentée filment une scène visuelle extrayant les contours de la scène (A) qui sont ensuite réaffichés au niveau du champ visuel résiduel (B) (Peli, Luo, Bowers, & Rensing, 2009).

Malheureusement, ces techniques ont toutes pour effet de surcharger d'informations le champ visuel résiduel, entraînant possiblement des diminutions d'acuité visuelle. De plus, les relations spatiales qu'entretiennent les objets entre eux et par rapport à l'observateur sont perturbées, ce qui peut entraîner d'importantes désorientations et pertes de repères (Fox, 2000).

2.4.3) Des dispositifs d'assistance spécifiques à la localisation d'objets

A ma connaissance, aucun dispositif d'assistance spécifique à la vision tubulaire n'a été développé pour faciliter la localisation d'objet, pourtant régulièrement citée comme étant source de difficultés au quotidien (Lowe & Drasdo, 1992; Viswanathan, 1999). Même le dispositif de réalité augmentée imaginé par Peli et ses collaborateurs ne possède pas la résolution nécessaire à la détection de petits objets du quotidien comme des clés ou un téléphone portable (Vargas-Martin & Peli, 2002a).

Le développement d'un dispositif d'assistance à la localisation d'objets fonctionnels repose sur la localisation égocentrée des objets recherchés par l'utilisateur. Grâce à la puissance de calcul des ordinateurs d'aujourd'hui, une machine peut analyser, traiter et comprendre certaines images provenant d'un système d'acquisition (Brilhault, 2014). Cela nécessite des algorithmes de détection complexes, qui font actuellement l'objet d'importantes recherches de la part des géants industriels tels que Microsoft ou Google. Il est néanmoins raisonnable de penser qu'un ordinateur équipé d'une caméra sera bientôt capable de détecter des centaines d'objets en un temps limité, rendant utilisable ces dispositifs (Dean et al., 2013). Encore faut-il que l'interface entre le système et l'utilisateur soit adaptée.

En utilisant un son spatialisé donné par des écouteurs binauraux, des interfaces audio ont cherché à retranscrire la position d'objets d'intérêt dans l'espace (Dramas, Oriola, Katz, Thorpe, & Jouffrais, 2008; Katz et al., 2012). Le système auditif est en effet capable de déterminer la position d'une source sonore à quelques degrés de précision (Röder et al., 1999). Si les résultats semblent attester de l'efficacité de l'interface, son utilisation reste problématique. Les bruits très fréquents de l'environnement peuvent interférer sur la perception de l'information auditive ajoutée. De plus la modalité auditive est une source

importante d'information sur notre entourage. Ceci est particulièrement vrai pour les personnes déficientes visuelles qui compensent le déficit perceptif par une prise d'informations auditives accrue. Utiliser une interface audio, c'est prendre le risque de masquer des informations auditives indiquant un danger potentiel (Hoggan, Crossan, Brewster, & Kaaresoja, 2009).

En comparaison, la modalité tactile interfère peu avec les informations de l'environnement. D'ailleurs cette modalité a depuis longtemps été envisagée comme canal de communication afin d'éviter toute surcharge d'informations visuelles et auditives (Geldard, 1957). La modalité tactile possède d'autres avantages. La peau, par le biais des mécanorécepteurs, peut discerner temporellement et spatialement des stimuli de façon précise. La discrimination temporelle de deux stimulations sur une même partie du corps est en moyenne entre 25 ms et 40 ms selon la position de la stimulation (Hoshiyama, Kakigi, & Tamura, 2004). La discrimination spatiale quant à elle est plus disparate selon la position de la stimulation allant de quelques millimètres (2 à 3 millimètres au bout des doigts), à plusieurs centimètres (2 centimètres au niveau des épaules, 2.5 centimètres sur les mollets) (Mancini et al., 2014). Malgré cette variabilité, la stimulation tactile peut s'effectuer sur une importante surface (entre 1,8 et 2 m²), offrant de nombreux designs d'interfaces possibles. Henze, Heuten, & Boll, (2006) ont par exemple placé un vibreur dans le dos, et sur chaque épaule afin d'orienter des personnes non-voyantes durant un déplacement. Pour une tâche similaire, une autre interface tactile utilisant six vibreurs au niveau d'une ceinture a été imaginée, indiquant en continu la direction à suivre (Heuten, Henze, Boll, & Pielot, 2008).

Certaines interfaces tactiles ont été développées spécifiquement pour indiquer la position spatiale d'objets en vue d'interagir avec eux. Pour ce faire, ces approches fonctionnelles utilisent deux types d'indices tactiles différents : des indices d'anticipation ou des indices de guidage (Lehtinen, Oulasvirta, Salovaara, & Nurmi, 2012). Les indices d'anticipation interviennent en amont de la recherche d'objets, indiquant la direction ou le segment de l'espace où se trouve l'objet d'intérêt. Les indices de guidage sont quant à eux des indications continues de l'erreur entre la position de l'objet d'intérêt et une portion du corps en mouvement, généralement la main. Ces indices déplacent progressivement la partie du corps qui est guidée vers un endroit précis de l'espace, ce qui est particulièrement utile dans le cas où un objet d'intérêt est caché dans une scène fortement encombrée voir

même masqué à l'utilisateur (Fiannaca, Morelli, & Folmer, 2013; Folmer & Morelli, 2012; Lehtinen et al., 2012; Oron-Gilad, Downs, Gilson, & Hancock, 2007). Par exemple, Lehtinen et al., (2012) ont placé deux vibreurs dans la paume et deux sur le dos de la main des utilisateurs. La main des utilisateurs était alors continuellement guidée vers une lettre B parmi un ensemble de lettres P distractives. Avec un guidage tactile, ils ont observé une réduction significative du temps nécessaire pour trouver la lettre B. Cependant, les sujets admettaient « se concentrer d'abord sur le signal tactile » puis « sauter avec le regard vers la zone indiquée ». Ce faisant, les sujets ont ignoré le guidage tactile continu. Ils ont plutôt utilisé le signal tactile comme un indice d'anticipation avant de commencer la recherche visuelle dans une région déterminée de l'espace. De plus, ils ont rapporté ne pas être convaincus que le guidage soit utile après avoir commencé la recherche. Par conséquent, il semblerait que les indices de guidage soient moins pertinents que les indices d'anticipation.

Des indices tactiles d'anticipation ont déjà été intégrés dans différentes interfaces tactiles et ont montré leur efficacité en réduisant significativement le temps de recherche visuelle de cibles placées dans une scène artificielle (Jones, Gray, Spence, & Tan, 2008; Lindeman, Yanagida, Sibert, & Lavine, 2003; Ngo & Spence, 2010). Ces interfaces utilisent des informations spatiales simples, délimitant une large portion de l'espace (exemple : en haut à droite). Cette simplicité rend le signal tactile aisément compréhensible. Par exemple, dans l'étude de Jones et al., (2008), la seule vibration tactile d'un des quatre vibreurs permet de délimiter la zone de recherche à un quadrant de l'écran (Figure 23). Si cette information paraît suffisante pour des recherches simples impliquant une petite surface spatiale, elle est loin d'être suffisante lorsque la recherche d'objets d'intérêts s'effectue dans un très large environnement complexe. Or dans le cadre d'un dispositif d'assistance pour vision tubulaire, il est nécessaire que l'interface puisse indiquer de façon précise la localisation d'objets situés bien au-delà du champ visuel réduit de l'utilisateur. A l'heure actuelle, aucune interface tactile ne semble suffisamment précise et donc adaptée pour assister la recherche visuelle de ces personnes.

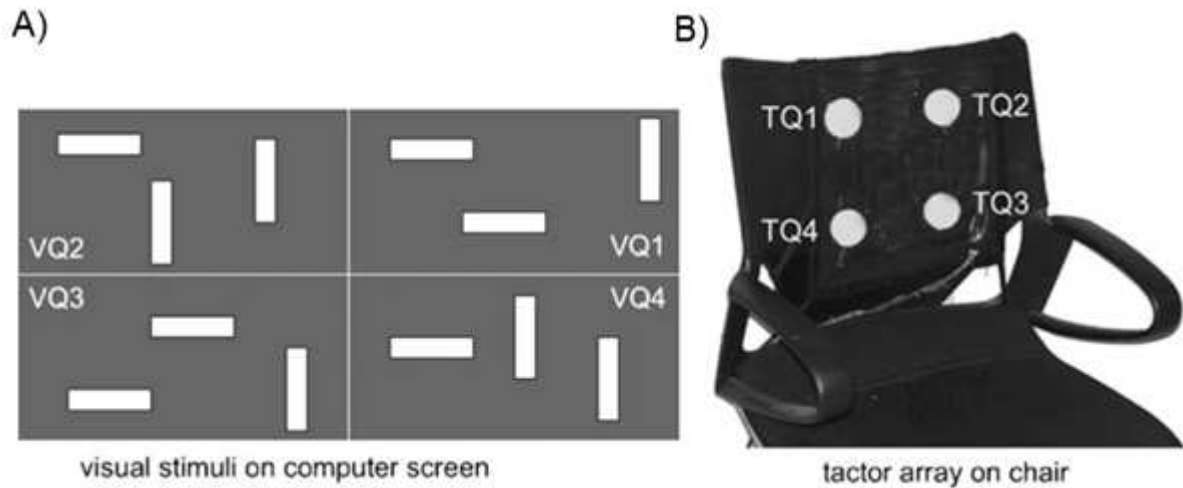


Figure 23 : Exemple d'interface tactile utilisant des indices d'anticipations (Jones et al., 2008). L'objectif est de retrouver quelle barre a vu son orientation modifiée (A). La recherche visuelle est assistée par une stimulation tactile indiquant la position de la cible recherchée par l'un des quatre vibreurs placé sur le dossier d'une chaise.

En conclusion, si aucun traitement n'est actuellement disponible pour rétablir le champ visuel perdu, un dispositif d'assistance qui permet de localiser des objets d'intérêt dans la scène s'avérerait très utile pour les personnes atteintes de vision tubulaire. Plus particulièrement, ce dispositif devrait être basé sur une approche fonctionnelle dans le but de rétablir certaines fonctions altérées par la perte de la vision périphérique. Son efficacité repose sur la prise en compte des caractéristiques spécifiques de cette pathologie qui est bien différente des autres déficiences visuelles. A ce jour, aucun dispositif n'est réellement efficace pour compenser les déficits de perception spatiale tels que la localisation d'objets spécifiques dans l'espace. Comprendre le rôle spécifique de la vision périphérique dans ces processus pourrait aider à la création de dispositifs d'assistance plus adaptés et donc plus performants.

III) Vision périphérique et représentations égocentrées

3.1) Traitement privilégié du droit devant chez l'Homme

Les déficits engendrés par la vision tubulaire témoignent de l'influence de la vision périphérique sur les représentations spatiales. Cette influence a pourtant été peu décrite dans la littérature, plus intéressée par les rôles de la vision centrale que par ceux de la vision périphérique. Il est vrai que le regard est souvent porté vers les cibles d'intérêts permettant d'avoir une représentation égocentrée précise de celles-ci grâce à l'intégration du signal de la position des yeux. Il a été montré que cette intégration se faisait par une modulation de l'excitabilité des neurones visuels en fonction de la direction du regard (Andersen & Mountcastle, 1983). De nombreux neurones de la voie dorsale, et plus particulièrement ceux de l'aire pariétale présentent une modulation de leurs réponses en fonction de la direction du regard (Andersen et al., 1985; Snyder et al., 1998), mais cette modulation a aussi été mise en évidence dès les premières aires corticales visuelles (Trotter & Celebrini, 1999). A l'échelle de la population neuronale, il n'existe à priori aucune préférence d'une région spécifique de l'espace en vision centrale (Bremmer, 2000). Une étude récente a, par contre, montré que la plupart des neurones de V1 codant pour la vision périphérique présentait une préférence de la région du droit-devant, c'est-à-dire la portion de l'espace située en face de soi (tête et tronc alignés) (J. B. Durand et al., 2010). La présence d'un signal de position spécifique des yeux dans V1 périphérique laisse supposer que la perception de notre environnement en vision périphérique est modulée par la position du corps, ce qui indique la prise en compte d'informations égocentrées en périphérie du champ visuel. La préférence de la région droit-devant pour les neurones de V1 périphériques suggère un traitement privilégié de cette région. Cependant, cette préférence pourrait n'avoir aucun effet comportemental. De plus, cette dernière étude a été réalisée chez le primate non humain. Malgré que ce modèle animal possède un système visuel proche de celui de l'Homme, le singe rhésus présente aussi certaines particularités physiologiques. Il n'est donc pas exclu que cette caractéristique soit propre de l'espèce.

Pour répondre à ces questions, j'ai collaboré à une étude de psychophysique réalisée chez l'Homme intitulée « Privileged visual processing of the straight-ahead direction in humans » et qui est publiée dans la revue « Journal of Vision ». Dans cette étude, il été demandé aux sujets d'exécuter un mouvement de la main à l'apparition de cibles visuelles dans le champ de vue périphérique. En manipulant la direction du regard, ces cibles visuelles étaient situées soit droit-devant, soit excentrées par rapport à l'axe tête-tronc des sujets. En observant les temps de réaction des réponses motrices, nous avons mis en évidence que les sujets humains répondaient plus rapidement aux cibles présentées droit-devant qu'aux cibles excentrées dans l'espace égocentré, malgré que ces cibles possédaient des caractéristiques visuelles strictement identiques. Plusieurs expériences contrôles ont pu montrer que la préférence du droit-devant n'était pas due à un effet purement attentionnel, ni à une préférence plus générale pour l'espace visuel contralatéral à la direction du regard. Ces résultats observés chez l'Homme sont en accord avec ceux observés en électrophysiologie chez le singe. Le traitement privilégié du droit-devant par la vision périphérique laisse suggérer que la perception en vision périphérique est égocentrée, pouvant moduler la représentation spatiale de l'environnement.

Privileged visual processing of the straight-ahead direction in humans

Jean-Baptiste Durand

Université de Toulouse, Centre de Recherche Cerveau et Cognition, Toulouse, France; Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse Cedex, France



Damien Camors

Université de Toulouse, Centre de Recherche Cerveau et Cognition, Toulouse, France; Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse Cedex, France



Yves Trotter

Université de Toulouse, Centre de Recherche Cerveau et Cognition, Toulouse, France; Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse Cedex, France



Simona Celebrini

Université de Toulouse, Centre de Recherche Cerveau et Cognition, Toulouse, France; Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse Cedex, France



At any moment, the objects we face are endowed with a special behavioral status, either as potential obstacles during navigation or as optimal targets for visually guided actions. Yet, the gaze frequently jumps from one location to another when exploring the visual surroundings, so that objects located straight-ahead are often seen from the corner of the eyes. In the present study, we tested the hypothesis that peripheral vision might nevertheless ensure a privileged processing of these behaviorally important objects. Human subjects were asked to respond as fast as possible to the appearance of visual objects in their peripheral field of view while gazing successively in different directions. The visual objects formed similar images on the retina and differed only with respect to their egocentric location: either straight-ahead or eccentric with respect to the head/body midline. We found that straight-ahead objects elicit consistently shorter behavioral responses than eccentric objects (median difference of at least 10 ms). Additional experiments indicate that neither binocular visual cues nor full attentional resources play a fundamental role in this mechanism, and that it cannot be resumed to a simple preference for objects contralateral to the direction of gaze. These results are in agreement with recent electrophysiological findings showing that the early integration of gaze-related signals in the visual cortex of macaque monkeys lead to a higher neuronal sensitivity to the straight-ahead direction.

Keywords: primates, vision, spatial, gaze, location, reaction times

Citation: Durand, J.-B., Camors, D., Trotter, Y., & Celebrini, S. (2012). Privileged visual processing of the straight-ahead direction in humans. *Journal of Vision*, 12(6):34, 1–13, <http://www.journalofvision.org/content/12/6/34>, doi:10.1167/12.6.34.

Introduction

In many circumstances, it would be wise to keep the eyes on what is right in front of oneself. This is particularly evident for actions in which the detection and avoidance of potential obstacles is crucial, for instance, when walking along a crowded sidewalk or when driving a car. But this holds for many other types of visually guided actions, which are performed optimally when both facing and gazing the target objects. The advantage in looking straight-ahead is that central vision, from which we extract fine-grained visual representations, covers this behaviorally impor-

tant region. Yet, objects and events occurring in more eccentric locations with respect to the body midline can often capture the attention and attract the gaze for accurate processing in central vision. Each time this happens, the gaze is drawn away from the straight-ahead direction, and the objects located straight-ahead are then seen from the corner of the eye. As an adverse consequence, these behaviorally important objects are given a suboptimal processing in the peripheral vision (Berkley, Kitterle, & Watkins, 1975; Hess & Dakin, 1997; Kitterle, 1986; Poirier & Gurnsey, 2005; Westheimer, 1982). Thus, disengaging central vision from the straight-ahead direction seems to come at a behavioral cost.

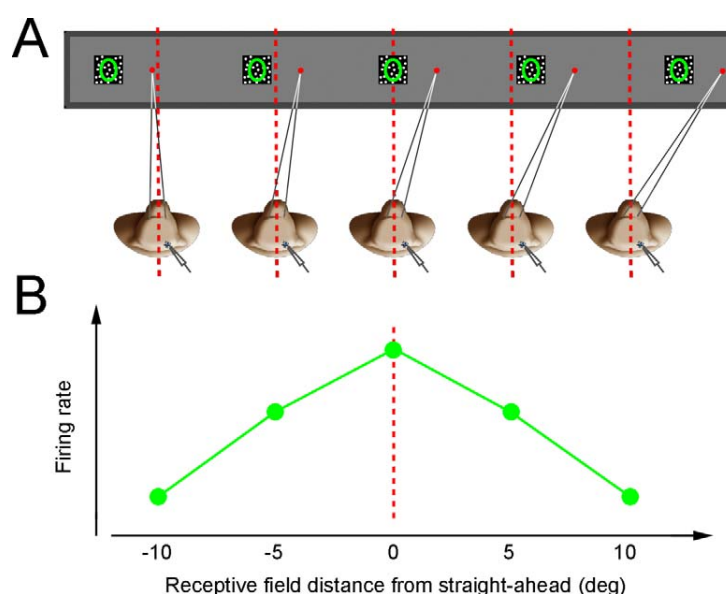


Figure 1. Privileged processing of the straight-ahead direction in primate area V1. (A) Experimental design. Macaque monkeys kept their gaze successively at different directions while the same visual stimulus was presented in the receptive fields (green ellipses) of the recorded V1 neurons. (B) Schematic representations of the electrophysiological results. For most neurons coding the peripheral field of view, the amplitude of the visual responses was the highest when their receptive fields were aligned with the straight-ahead direction (red dashed lines) and decreased as the receptive fields were brought away from that direction by changing the direction of gaze. (Adapted from Durand, Trotter, & Celebrini, 2010)

Nevertheless, recent electrophysiological results (Durand, Trotter, & Celebrini, 2010) suggest that this adverse effect might somehow be alleviated by a privileged processing of the straight-ahead direction in peripheral vision. In that study, macaque monkeys maintained their gaze at different directions while the visual activity of neurons from the primary visual area was recorded. Because these neurons possess restricted sensory windows, i.e., their classical receptive fields (Hubel & Wiesel, 1962) which are anchored to the retina (Gur & Snodderly, 1997), they respond to a distinct portion of the surrounding space for each particular direction of gaze (Figure 1A). Although the same visual stimulation was delivered to the neurons' receptive fields for all the directions of gaze tested, most of the neurons coding the peripheral field of view showed a marked preference for the straight-ahead direction; the level of evoked neuronal activity was the highest when both the stimuli and receptive fields were aligned with the straight-ahead direction, and it decreased progressively as the stimuli and receptive fields were brought farther away by changing the direction of gaze (Figure 1B).

Numerous other studies had already reported a modulatory influence of gaze direction on neuronal activity in the visual cortex (Andersen & Mountcastle, 1983; Bremmer, 2000; Bremmer, Distler, & Hoffmann, 1997; Bremmer, Ilg, Thiele, Distler, & Hoffmann, 1997; Bremmer, Pouget, & Hoffmann, 1998; Galletti & Battaglini, 1989; Galletti, Battaglini, & Fattori, 1995;

Guo & Li, 1997; Li, Tanaka, & Creutzfeldt, 1989; Nowicka & Ringo, 2000; Rosenbluth & Allman, 2002; Trotter & Celebrini, 1999; Weyand & Malpeli, 1993). However, this modulatory influence was implicitly considered as (a) showing no bias for a particular spatial location at the neuronal population level (e.g., Bremmer, 2000) and (b) being dedicated to coordinate transformations by which visual objects, initially encoded in a retino-centric frame of reference, can be localized with respect to the head (Andersen, Essick, & Siegel, 1985; Andersen, Snyder, Li, & Stricanne, 1993; Pouget, Fisher, & Sejnowski, 1993; Pouget & Snyder, 2000; Zipser & Andersen, 1988). Indeed, localizing visual objects with respect to oneself requires integrating information about where we are gazing, in addition to visual information about where the objects' images fall on the retina.

The fact that most neurons coding the peripheral field of view in the primary visual area have a marked preference for the straight-ahead direction (Durand et al., 2010) implies that the same object, forming the same image on the peripheral retina, evokes a higher level of neuronal activity when it is located straight-ahead than when it occupies a more eccentric location with respect to the body midline. This property may serve an important and previously unexpected function: compensating the disengagement of central vision from objects located straight-ahead by boosting their visual processing in peripheral vision. As such, the privileged processing of the straight-ahead direction might

represent an attentional mechanism enlightening the processing of a behaviorally relevant region of the surrounding space. Attentional mechanisms are known to increase the level of neuronal activity for the attended locations or features (Luck, Chelazzi, Hilliard, & Desimone, 1997; Motter, 1993) and to decrease the behavioral reaction times for these attended locations or features (Posner, Snyder, & Davidson, 1980).

We tested the hypothesis of a privileged straight-ahead processing in human subjects by asking whether objects appearing in the peripheral field of view elicit faster behavioral responses when those objects are located straight-ahead rather than eccentric with respect to the head/body midline. Our results demonstrate that human subjects actually respond faster to straight-ahead objects than to eccentric objects when both are seen from the corner of the eyes (cf. “main binocular task”) and that this straight-ahead preference cannot be accounted for by fixation error during asymmetric gazing (cf. “fixation control”). Moreover, further experiments indicate that neither binocular visual cues (cf. “monocular task”) nor full attentional resources (cf. “dual task”) are required for a privileged processing of the straight-ahead direction in human peripheral vision. Finally, a last experiment (“tuning task”) shows that the effects reported here do not simply reflect a preference for targets in opposite direction with respect to gaze direction, but rather a real tuning centered on the straight-ahead direction. These results are thus in good agreement with the predictions drawn from electrophysiology in macaque monkeys. They support the view that, in primates, the straight-ahead direction is monitored with special care even during disengagements of central vision.

Materials and methods

Subjects

Twenty-one subjects (15 males and eight females; mean age = 24.8 years, Standard Deviation = 6.3 years) participated in the first experiment (“main binocular task”). Among them, nine were also involved in the second experiment (“monocular task”), and 11 participated in the third experiment (“dual task”). Finally, eight subjects were involved in the fourth experiment, including five subjects from the first experiment. All subjects had normal vision or corrected to normal with contact lenses for six of them. One subject was excluded for wearing corrective lenses that could have partially occluded visual stimuli in the peripheral field of view. Subjects volunteered and gave written informed consent for participating in psychophysical experiments.

(They were nevertheless naive regarding the specific purpose of these experiments.) All experiments met the requirement of the ethical principles of the Declaration of Helsinki and those of the local ethic committee.

Apparatus

Subjects sat in a chair, legs uncrossed and both feet on the floor, in a dimly lit room. Their heads were stabilized within a chin rest and constrained mechanically to avoid rotation. Both hands were aligned on a computer keyboard in front of them. The chair/chin rest/keyboard positioning was set to ensure a fine alignment between the subjects’ head and trunk axes. Subjects were asked to keep this positioning as constant as possible during the experiment. Postural corrections were applied when necessary between successive blocks of trials. Subjects faced a computer screen at a viewing distance of 40 cm. The screen subtended $35.6^\circ \times 26.8^\circ$ of visual angle and was set to run with 100 Hz refresh rate at 1024×768 pixels resolution. The experiments were programmed in Matlab (MathWorks®, Natick, MA) using the Psychophysics Toolbox (Brainard, 1997) on a standard Microsoft Windows computer system. For a subset of subjects ($N=7$), eye movements were recorded with a video-based eye tracker (IView Hi-Speed, SMI, Berlin, Germany) while they performed the main binocular task (see following). This was done to ensure that subjects could maintain accurate asymmetric fixation ($\pm 10^\circ$) for several minutes.

Visual stimuli

In all the experiments, subjects were asked to maintain their gaze on a white fixation cross ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$) displayed at the center of the screen on a gray background. Visual objects were presented in their peripheral field of view (10° of retinal eccentricity) for 60 ms with a random interstimulus interval between 1 and 4 sec. The visual objects were vertically oriented Gabor patch subtending 2° of visual angle (1 cycle per degree; 30% contrast; mean luminance equal to that of the gray background: 20 Cd/m²).

Experimental design

The experimental design common to the first three experiments is shown in Figure 2. This is a 2×2 factorial design with gaze direction (10° left/ 10° right) and objects’ location in the peripheral field of view (10° left/ 10° right) as main factors. Importantly, combining these factors produces two conditions in which the objects are aligned with the head/body axis (straight-

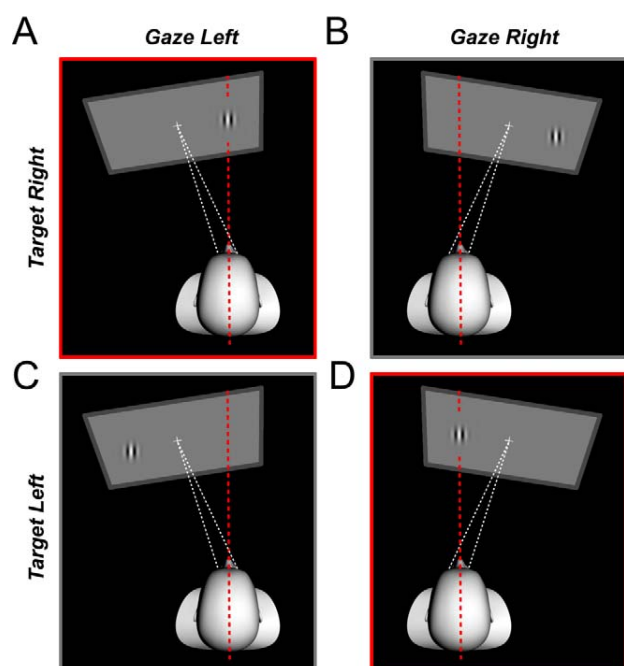


Figure 2. Experimental design. Subjects maintained their gaze on a white fixation cross ($0.25^\circ \times 0.25^\circ$) located either 10° to the left (A and C) or 10° to the right (B and D) relative to the head/body midsagittal plane (the straight-ahead direction; red dotted lines). Gaze direction was varied between successive blocks of trials. Screen position was adjusted so as to keep the central fixation cross 40 cm away from the eyes and perpendicular to the gaze axis. During a trial, the visual target (Gabor patch; 2° in diameter, 30% contrast) appeared for 60 ms either 10° to the left (C and D) or 10° to the right (A and B) relative to the fixation cross. With that design, the right target is straight-ahead (0°) and the left target is eccentric (20°) when the gaze is to the left, while the reverse is true when the gaze is to the right. Straight-ahead and eccentric conditions are indicated by red and gray frames respectively.

ahead objects: gaze left/target right and gaze right/target left; red boxes in Figure 2) and two conditions in which the objects are $\pm 20^\circ$ away from that axis (eccentric objects: gaze left/target left and gaze right/target right; gray boxes).

In total, 100 peripheral objects were displayed successively during a block of trials, appearing randomly either 10° left or 10° right with respect to the fixation cross, and each subject performed four blocks with alternated gaze directions (left/right/left/right for half of the subjects and right/left/right/left for the other half of the subjects). To achieve this, the screen was shifted 10° to the right or 10° to the left between blocks of trials, and it was also slightly rotated so as to always be perpendicular to the direction of gaze. Note that these adjustments in screen position resulted in left and right peripheral objects being always at the same distance from the observer and displayed in constant screen coordinates.

In the last experiment, gaze direction was varied between trials across five directions along the horizontal meridian (-10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$ relative to the straight-ahead direction), and peripheral objects were systematically presented 10° above the fixation cross.

Behavioral tasks

In all the experiments, subjects were asked to maintain their gaze while responding as fast as possible to the appearance of a visual object in the peripheral field of view by pressing the “space” key of a keyboard with their dominant hand.

In the *main binocular task*, subjects ($N = 21$) saw the peripheral objects with both eyes. In the *monocular task*, subjects ($N = 9$) were involved in the same task, except that it was performed under monocular viewing conditions, so as to discard any binocular visual information. An eye patch was placed over the right eye during blocks of leftward gazing and shifted over the left eye during blocks of rightward gazing. In the *dual task*, subjects ($N = 11$) performed the same peripheral detection task (under binocular conditions), but in addition, they were also instructed to respond with the same “space” key when the central fixation cross dimmed slightly. So, subjects were involved in a dual task: central dimming task and peripheral detection task. Finally, in the *tuning task*, subjects ($N = 8$) were involved in the same dual task, but rather than maintaining the gaze either 10° left or 10° right during a block of trials, the fixation cross jumped pseudorandomly across five positions along the horizontal meridian (-10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$) between successive trials.

In all these tasks, subjects were first involved in a training session (10–40 trials) and subsequently performed four or five test blocks with alternating gaze directions ($\pm 10^\circ$). In the main binocular task as well as in the monocular task, each block included 100 trials (50 objects left and 50 objects right; randomly interleaved) and lasted ~ 4 min. In the dual task, blocks contained 150 trials (50 objects left, 50 objects right, and 50 central, dimming; randomly interleaved) and lasted ~ 6 min. In the tuning task, each block contained 100 trials (~ 4 min) with 10 repetitions for each of the 10 conditions (five gaze directions \times two types of event, i.e., central dimming or peripheral target in the upper visual field).

Data analysis

On a trial per trial basis, reaction times were computed as the time elapsed between the appearance of the left or right peripheral target and the button

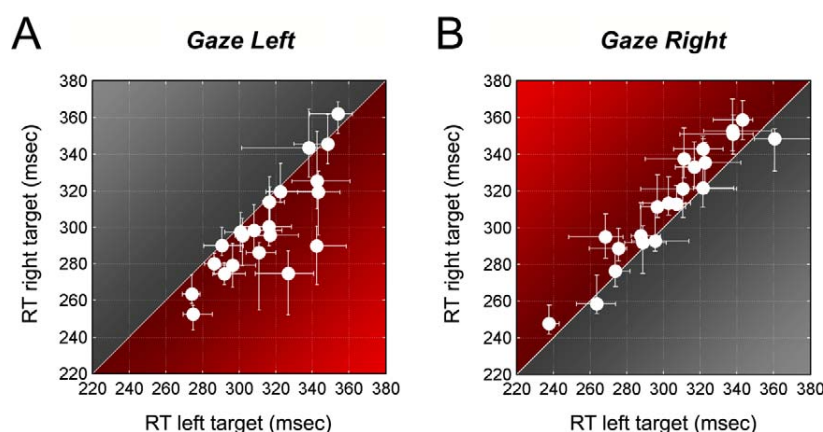


Figure 3. Results of the “Main Binocular Task.” Median reaction times (RT) for the individual subjects ($N = 21$) as a function of objects’ visual location (left versus right). Horizontal and vertical error bars show the 90% confidence intervals for the median RT. Results are shown separately for leftward (A) and rightward (B) gazing blocks. Red and gray areas, above or below the identity line, indicate regions of shorter reaction times for straight-ahead (red areas) and eccentric (gray areas) objects.

press. Reaction times (RTs) less than 150 ms were considered as anticipatory responses and were excluded from the analysis. RTs greater than 800 ms were considered as attentional errors and were also excluded from the analysis. Note that such “band pass” filtering preserved the vast majority of trials (99.3% of the trials in the binocular task, 98.3% in the monocular task, and 98.4% in the dual task). Median RTs were calculated for each subject as a function of target visual location ($\pm 10^\circ$ relative to the fixation point) and gaze direction ($\pm 10^\circ$ relative to the straight-ahead direction). Confidence intervals at 90% were calculated using nonparametric bootstrap. For statistical tests, the median RTs were analyzed using two-way repeated measures (RM) ANOVA in the first three experiments with gaze direction and objects’ visual location as within-subjects factors. In the last experiments, one-way RM ANOVAs were used for both central dimming and peripheral objects presentation. Note that in the two-way RM ANOVA, the specific influence of objects’ egocentric location (either straight-ahead or eccentric) on the median RTs was assessed by the interaction term between gaze direction and visual location ($p_{\text{gaze} \times \text{visual}}$).

Results

Main binocular task

In the main task, subjects ($n = 21$) maintained their gaze on a fixation cross either 10° to the left or 10° to the right and were required to produce speeded hand responses following the appearance of visual objects 10° left or 10° right from the fixation cross. Figure 3A shows the median RTs of the individual subjects in

response to the appearance of left objects versus right objects while they maintained their gaze to the left. The fact that most points lie below the identity diagonal indicates that a vast majority of subjects (19/21) responded faster for objects to the right of the fixation cross. Interestingly, a symmetrical pattern of results was obtained when the same subjects were gazing to the right (Figure 3B). Most subjects (18/21) were faster when responding to left objects. The fact that shorter RT are found for right objects during leftward gazing and for left objects during rightward gazing suggests that, irrespective of gaze direction and visual location, straight-ahead objects are processed faster than eccentric objects.

Statistically, the two-way RM ANOVA confirmed that neither gaze direction nor visual location, per se, had significant effect on the median RT ($p_{\text{gaze}} = 0.72$, $p_{\text{visual}} = 0.25$). However, the interaction term was highly significant ($p_{\text{gaze} \times \text{visual}} < 10^{-4}$; see Table 1), revealing a strong influence of the objects’ location with respect to the head/body axis. Across subjects, median RTs were found to be about 10 ms shorter for straight-ahead objects than for eccentric objects (median RT for straight-ahead objects = 300.2 ms; median RT for eccentric objects = 314.9 ms; median $\Delta\text{RT} = -10.6$ ms, 90% confidence interval: -15.0 ms, -7.1 ms).

Fixation control

It is important to control that the advantage for straight-ahead objects over eccentric objects actually depends on their egocentric location and not on the location of the images they form on the retinas. Both types of objects are set to share the same retinal eccentricity (10°) with the assumption that subjects actually gaze accurately at the fixation cross. Yet,

| | “Main task” (<i>N</i> = 21) | | “Monocular task” (<i>N</i> = 9) | | “Dual task” (<i>N</i> = 11) | |
|------------------------------|------------------------------|----------------|----------------------------------|----------------|------------------------------|----------------|
| | <i>F</i> value | <i>p</i> value | <i>F</i> value | <i>p</i> value | <i>F</i> value | <i>p</i> value |
| F1, gaze direction | 0.127 | 0.7255 | 0.056 | 0.8195 | 0.165 | 0.6929 |
| F2, visual location | 1.415 | 0.2482 | 0.686 | 0.4317 | 0.065 | 0.8036 |
| F1 × F2, egocentric location | <u>30.029</u> | <u>0.0000</u> | <u>12.117</u> | <u>0.0083</u> | <u>11.392</u> | <u>0.0089</u> |

Table 1. Statistic results. *F* and *p* values from the two-way repeated measure (RM) ANOVA. Significant results are underlined.

unequal retinal eccentricity for straight-ahead and eccentric objects might arise if subjects fail to maintain their gaze on the fixation cross located at $\pm 10^\circ$ relative to the head/body axis. Notably, a recentering drift of the eyes toward their primary position (i.e., the straight-ahead direction) might cause an average fixation error, reducing the retinal eccentricity of straight-ahead objects and increasing that of eccentric objects (Figure 4A and 4B). Although such drifts occur mainly in darkness (when the fixation target is

extinguished) and for more eccentric gaze directions than those used in the present study (Becker & Klein, 1973; Skavenski & Steinman, 1970), we nevertheless addressed this point by recording eye movements for seven of the 22 subjects while they performed the binocular task.

In Figure 4C, the horizontal error bars indicate the range of horizontal angular positions (relative to the fixation cross) to which each individual subject gazed for 95% of the time when looking either leftward (in green) or rightward (in red). It can be seen that subjects do not show any tendency in spending more time to the right of the fixation cross during leftward gazing and more time to the left of the fixation cross during rightward gazing (Wilcoxon paired signed-rank test on median angular position for left and right gaze, $p = 0.81$). Moreover, no correlation is found between those median angular positions and the difference in reaction times for left and right objects (Spearman correlation: $\rho = 0.28$, $p = 0.56$ for leftward gaze; $\rho = -0.34$, $p = 0.23$ for rightward gaze). Importantly, the shortening of reaction times for straight-ahead objects in this subgroup of subjects is comparable to that found for the whole group (two-way RM ANOVA: $p_{\text{gaze}} = 0.61$, $p_{\text{visual}} = 0.20$, $p_{\text{gaze} \times \text{visual}} < 10^{-2}$; median $\Delta RT = -16.4$ ms, 90% CI: $[-31.3, -10.2]$ ms). Thus, the shorter RT elicited by straight-ahead objects cannot be accounted for by a recentering drift of the eyes.

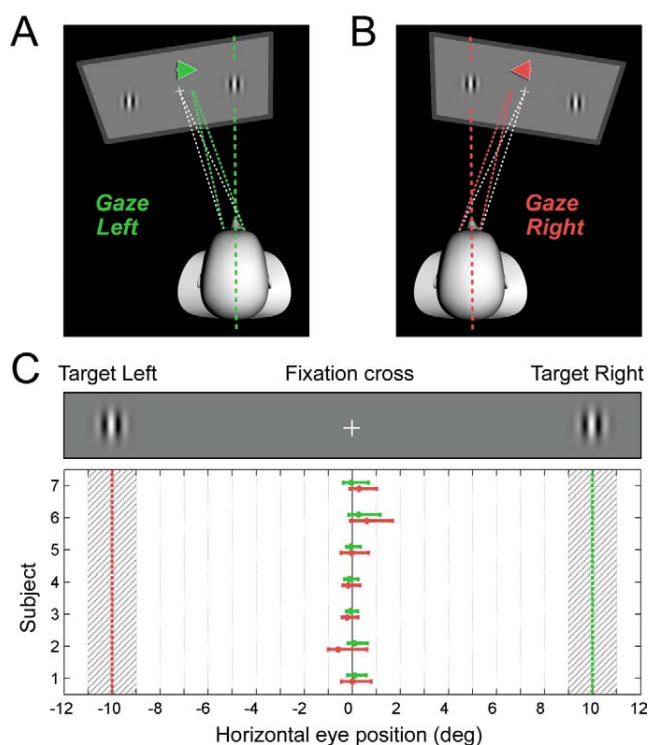


Figure 4. Fixation Control. (A and B) A recentering drift of the eyes during leftward (A) and rightward (B) gazing would produce a fixation error (symbolized by the arrows) reducing the visual eccentricity of straight-ahead objects (dashed vertical lines) and increasing that of eccentric objects. (C) Median horizontal eye position for seven subjects performing the binocular task. Horizontal error bars indicate the range of angular position in which subjects spent 95% of the time during both leftward gazing (in green) and rightward gazing (in red). In contradiction with the “recentering” hypothesis, there is no systematic shift of eye positions toward the right target during leftward gazing and toward the left target during rightward gazing.

Monocular task

In order to assess the potential influence of binocular visual cues in this egocentric bias, nine of the subjects involved in the binocular task performed the same task under monocular viewing condition (monocular task). An eye patch was placed over the right eye during blocks of leftward gazing and shifted over the left eye during blocks of rightward gazing.

Overall, the subjects showed longer reaction times in the monocular task than in the binocular task (monocular task: median RT = 331.1 ms, 90% CI = $[327.7, 348.4]$ ms; binocular task: median RT = 311.3 ms, 90% CI: $[301.4, 323.2]$ ms; Wilcoxon paired signed-rank test, $p < 0.01$). However, as was the case in the binocular task, most subjects still exhibited shorter RT for right objects when gazing to the left (6/9 subjects;

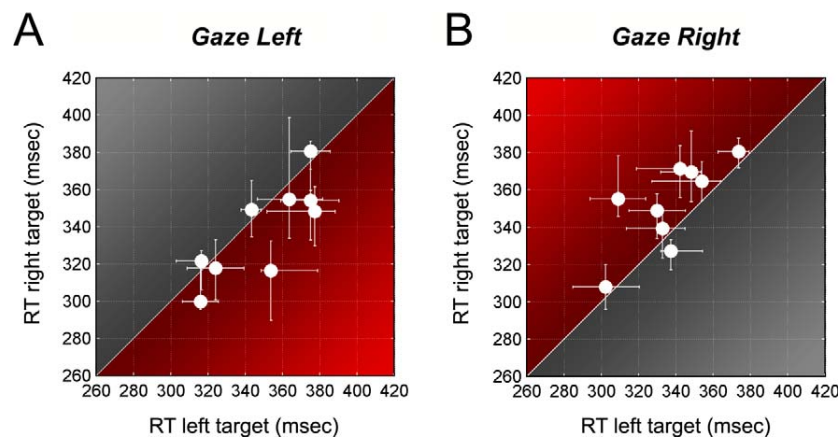


Figure 5. Results of the “Monocular Task.” Median reaction times (RT) for the individual subjects ($N = 9$) as a function of objects’ visual location (left versus right). Horizontal and vertical error bars show the 90% confidence intervals for the median RT. Results are shown separately for leftward (A) and rightward (B) gazing blocks. Red and gray areas, above or below the identity line, indicate regions of shorter reaction times for straight-ahead (red areas) and eccentric (gray areas) objects.

Figure 5A) and for left objects when gazing to the right (8/9 subjects; Figure 5B), suggesting that the preference for straight-ahead objects over eccentric objects is preserved under monocular viewing condition.

To address this point statistically, we performed a two-way RM ANOVA over the nine subjects with the direction of gaze (left/right) and the objects’ visual location (left/right) as main factors. As previously discussed, the interaction between gaze direction and visual location was highly significant ($p_{\text{gaze} \times \text{visual}} < 10^{-2}$), confirming that objects’ location with respect to the head/body axis exerts a strong influence on visual RTs (Table 1). These results indicate that the preference for straight-ahead objects occurs independently of the particular viewing conditions (binocular or monocular). Actually, net differences in RTs between straight-ahead and eccentric objects for the nine subjects involved in both tasks were comparable under monocular and binocular viewing (monocular task: median $\Delta\text{RT} = -10.8$ ms, 90% CI: $[-25.3, -2.6]$ ms; binocular task: median $\Delta\text{RT} = -10.2$ ms; 90% CI: $[-15.2, -1.7]$ ms; Wilcoxon signed-rank test, $p = 0.25$). Thus, the faster processing of straight-ahead objects cannot be explained by a distinct binocular processing of straight-ahead and eccentric objects.

Dual task

The objective of this third experiment was to assess the implication of visuospatial attention in the straight-ahead preference evidenced in peripheral vision. Eleven of the subjects involved in the binocular task performed the same task under dual task condition. In one-third of the trials, target appearance in the peripheral field of view was replaced by a slight dimming of the central

fixation cross. Subjects were instructed to respond as fast as possible by a button press to both peripheral objects’ appearance and central dimming.

Adding a central dimming task had a detrimental effect on peripheral performances across the 11 subjects, marked by an overall lengthening of the RTs in response to peripheral objects (dual task: median RT = 340.1 ms, 90% CI = $[325.9, 361.9]$ ms; binocular task: median RT = 298.7 ms, 90% CI: $[280.0, 312.6]$ ms; Wilcoxon signed-rank test, $p < 10^{-3}$). However, as shown in Figure 6, most of the subjects were still faster for responding to right objects during leftward gazing (9/11 subjects; Figure 6A) and to left objects during rightward gazing (8/11 subjects; Figure 6B).

As was the case for the monocular task, a two-way RM ANOVA showed that, despite an overall influence of the dual task on subjects RTs, there was still a marked preference for straight-ahead over eccentric objects ($p_{\text{gaze} \times \text{visual}} < 10^{-2}$). Thus, the preference for straight-ahead objects was not affected by introducing the central dimming task. Once again, net differences in RTs between straight-ahead and eccentric objects in the dual task were comparable to those measured in the binocular task for the 11 same subjects (dual task: median $\Delta\text{RT} = -9.8$ ms, 90% CI: $[-20.1, -6.4]$ ms; binocular task: median $\Delta\text{RT} = -10.9$ ms; 90% CI: $[-16.3, -2.8]$ ms; Wilcoxon signed-rank test, $p = 0.27$).

Thus, even when spatial attention is at least partially recruited by a central dimming task, RTs in response to peripheral visual objects continue to show a comparable shortening for straight-ahead objects. Note, however, that this experiment cannot rule out the implication of visuospatial attention in the egocentric bias. It rather indicates that the bias for the straight-ahead region of space does not require full attentional resources.

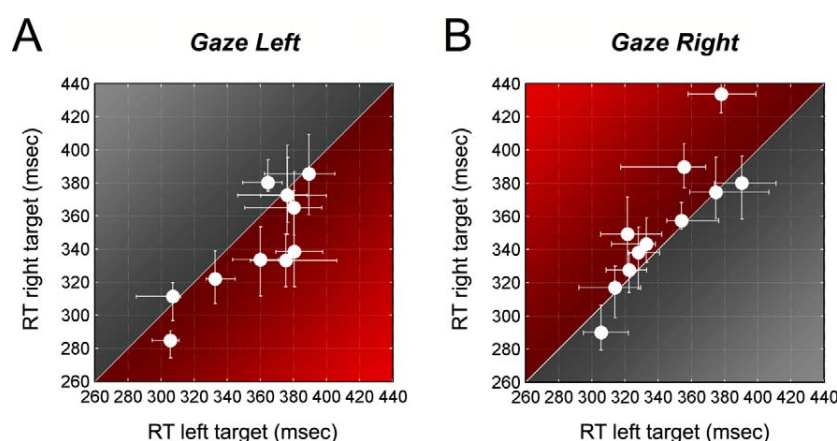


Figure 6. Results of the “Dual Task.” Median reaction times (RT) for the individual subjects ($N = 11$) as a function of objects' visual location (left versus right). Horizontal and vertical error bars show the 90% confidence intervals for the median RT. Results are shown separately for leftward (A) and rightward (B) gazing blocks. Red and gray areas, above or below the identity line, indicate regions of shorter reaction times for straight-ahead (red areas) and eccentric (gray areas) objects.

Tuning task

The aim of this last experiment was motivated by the need to assess whether the results presented so far might simply reflect a preference for visual objects appearing contralateral to the direction of gaze rather than a real tuning around the straight-ahead direction. Eight subjects (among which five were involved in the binocular task) performed a dual task similar to that

previously described. Subjects were instructed to respond as fast as possible by a button press to either peripheral objects' appearance or central dimming. However, the location of the fixation cross was varied pseudorandomly between each trial among five positions along the horizontal meridian (-10° , -5° , 0° , $+5^\circ$, $+10^\circ$), and the peripheral objects were always presented 10° above the fixation cross (Figure 7A). Thus, although peripheral objects can occupy different locations with

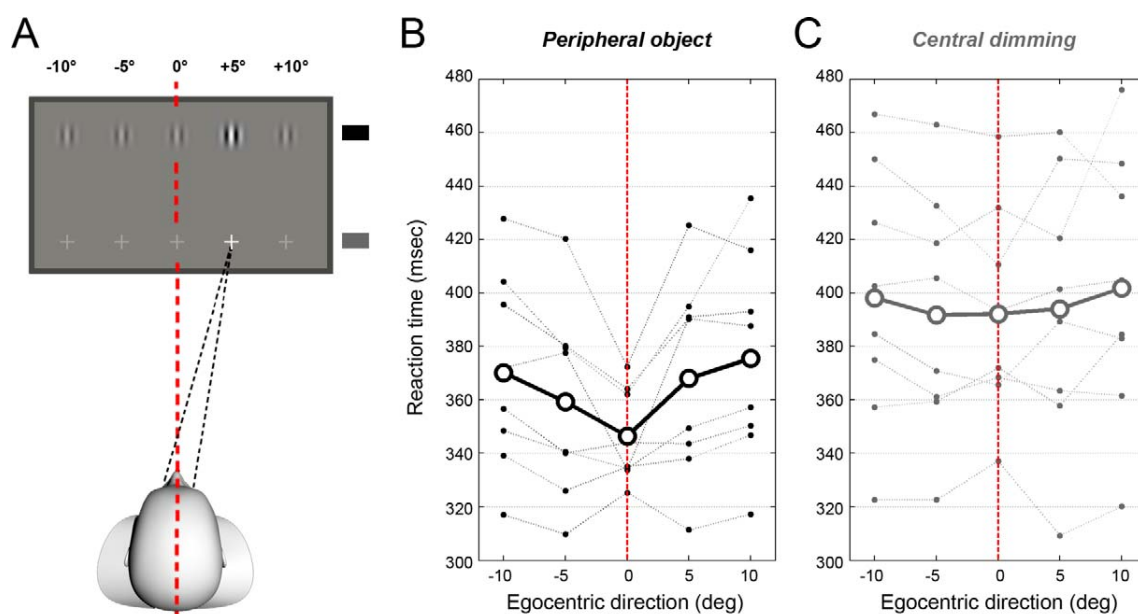


Figure 7. “Tuning Task.” (A) Experimental design. Subjects were instructed to gaze the fixation cross that jumped pseudorandomly across five positions along the horizontal meridian between each trial. Trials consisted either in a dimming of the fixation cross or the appearance of a peripheral objects 10° above the fixation cross. (B) Dotted thin curves show the median reaction times of individual subjects ($N = 8$) for peripheral objects as a function of their egocentric direction. Thick curve represents the population mean reaction times. The red dashed line indicates the straight-ahead direction. (C) Same as (B) for the reaction times related to the dimming of the fixation cross.

respect to the straight-ahead direction, they are systematically aligned with the direction of gaze, avoiding the potential influence of contralateral versus ipsilateral positioning with respect to gaze direction. The two types of trials (central dimming and peripheral objects appearance) occurred at equal probability and were presented in a random order, preventing anticipation.

Figure 7B shows the individual median reaction times for peripheral objects as a function of their egocentric direction (thin dotted curves) with respect to the straight-ahead direction (red dashed line). The thick curve represents the mean of the eight individual curves. The “V” shape of the population curve (as well as that of most of the individual subjects) indicates that reaction times are the shortest when peripheral objects are located straight-ahead and increase as the objects’ distance from the straight-ahead direction increases. The influence of objects’ egocentric location on RTs is highly significant (one-way RM ANOVA, $F = 6.153$, $p < 10^{-2}$).

Importantly, these results contrast with those obtained from central dimming. As illustrated by the flat curve at the population level in Figure 7C, the egocentric direction of the fixation cross had no systematic effect on RTs (one-way RM ANOVA, $F = 0.843$, $p = 0.51$). Thus, gaze direction, per se, has a negligible effect on performances and cannot explain the results obtained with peripheral objects. These results demonstrate that the preferred processing of straight-ahead objects occurs when they are seen from the corner of the eye (in peripheral vision), but not when they are gazed directly (in central vision), probably because it serves to compensate the limited processing capacities in peripheral vision. Importantly, this mechanism is shown here to generalize to peripheral locations along both horizontal and vertical dimensions.

Discussion

In this study, we investigated whether objects seen from the corner of the eyes receive privileged processing when they are located straight-ahead compared to those occupying more eccentric locations with respect to the head/body midline. This hypothesis was drawn from the results of a previous electrophysiological study performed in macaque monkeys (Durand et al., 2010) showing that the visual sensitivity of many neurons in the primary visual area increases as their receptive fields are brought closer to the straight-ahead direction by changing the direction of gaze. If this mechanism is at work in the human visual cortex, then the objects one faces could elicit stronger neuronal responses than eccentric objects and should thus evoke faster behavioral responses.

In the main (binocular) task, the experimental design allowed disentangling the respective contribution of gaze direction (left/right), objects’ location in the visual field (left/right), and objects’ egocentric location (straight-ahead/eccentric) on visuomotor reaction times. Our results demonstrate that, across subjects, reaction times are significantly affected neither by gaze direction nor by objects’ location in the visual field. By contrast, we found that, in most human subjects, straight-ahead objects actually trigger faster visuomotor responses than eccentric objects. By recording eye movements in a subset of subjects, we could rule out an explanation based on the quality of fixation.

Results of the monocular task indicate that binocular visual cues, and particularly vertical disparity between the left and right retinal images, are not required for a privileged processing of objects located straight-ahead. Vertical disparity arises as soon as objects are closer to one eye than to the other (Howard & Rogers, 1995), which is the case for eccentric objects, but not for straight-ahead objects in our experiments. Neuronal sensitivity to vertical disparity has been documented in the primary visual area (Cumming, 2002; Durand, Zhu, Celebrini, & Trotter, 2002; Gonzalez, Relova, Perez, Acuna, & Alonso, 1993) and particularly in the peripheral representation of the visual field (Durand et al., 2007). At the population level, the distribution of preferred vertical disparity seems to be Gaussian-shaped and centered on a null vertical disparity, implying that most neurons prefer objects with small or no vertical disparity. Thus, the preference for straight-ahead objects might be explained by the fact that these objects contain less vertical disparity than eccentric objects. However, the fact that straight-ahead objects still elicit faster visuomotor responses when seen from one eye only indicates that vertical disparity does not play a crucial role in this effect. Note that a similar conclusion was reached concerning the neuronal preference for the straight-ahead direction in macaque primary visual area, which was also found with monocular stimuli (Durand et al., 2010).

These behavioral results in humans are thus in full agreement with the hypotheses drawn from electrophysiological results in macaque monkeys. They show that the human visual system is particularly sensitive to the region of space one directly faces, even when it is seen from the corner of the eyes.

This privileged processing of the straight-ahead direction can be seen as an attentional mechanism involved in filtering and selecting behaviorally relevant information. However, results of the dual task show that the introduction of an attention-demanding central task lengthens the reaction times for peripheral objects, but does not interact with the preference for straight-ahead objects, which still elicit shorter reaction times. Thus,

this mechanism is at least partially dissociated from those involved in classical visuospatial attention (Colby & Goldberg, 1999; Posner, 1980). We propose that this particular attentional mechanism emerges from the early integration of visual and postural signals in an automatic and hard-wired fashion. In natural conditions, visuospatial attention and gaze behavior are tightly linked (Rizzolatti, Riggio, Dascola, & Umiltà, 1987), and the former is generally a guide for the latter when exploring a visual scene. The fact that focusing both the attention and the gaze away from the straight-ahead direction does not impair the preference for that particular direction is a strong argument for considering that the role of this mechanism is to alleviate the behavioral cost of drawing away these resources from the objects one faces. Importantly, the 10-ms decrease in reaction times we observed for straight-ahead versus eccentric objects, even when performing a demanding central dimming task, is close in comparison to the increases in reaction times that have been reported when objects are drawn away from the center of gaze (Marzi & Di Stefano, 1981; Marzi, Mancini, Metitieri, & Savazzi, 2006) or from the attentional spotlight (Coull & Nobre, 1998; Posner, 1980; Posner et al., 1980).

Beyond allowing a constant attentional focus on the straight-ahead direction, the early integration of eye-position signals might also help to understand two important issues: (a) how attention toward egocentric locations can emerge within the retinotopic areas that constitute most of the visual cortex (Wandell, Dumoulin, & Brewer, 2007) and (b) why such integrations are so pervasive across the visual cortex (Andersen & Mountcastle, 1983; Bremmer, 2000; Bremmer, Distler et al., 1997; Bremmer, Ilg et al., 1997; Bremmer et al., 1998; Galletti & Battaglini, 1989; Galletti et al., 1995; Guo & Li, 1997; Li et al., 1989; Nowicka & Ringo, 2000; Rosenbluth & Allman, 2002; Trotter & Celebrini, 1999; Weyand & Malpeli, 1993).

Importantly, the tuning task experiment shows that the preference for straight-ahead objects cannot be reduced to a simple preference for contralateral versus ipsilateral directions with respect to the direction of gaze. With peripheral objects presented along the vertical meridian (thus neither ipsilateral nor contralateral), a real tuning centered around the straight-ahead direction was demonstrated, echoing that evidenced at the neuronal level in macaque primary visual area (Durand et al., 2010).

This last task also allows ruling out another potential confound linked to the retinal “blind spot” (or optic disk). In humans, the blind spot is a vertically ovoid region ($\sim 4^\circ \times 6^\circ$) at about 15° of eccentricity, slightly below (2°) the horizontal meridian in the nasal retina (e.g., Awater, Kerlin, Evans, & Tong, 2005). Based on this definition, peripheral objects in the first three experiments were completely away from the blind spot (10° eccentricity along the horizontal meridian, 2°

size). Nevertheless, due to anatomical variability, we cannot firmly exclude a small fraction of overlap with the blind spot in some subjects, which could have influenced performances. However, in the last task, peripheral objects were presented far away from the blind spot along the vertical meridian. Thus, proximity with the blind spot can be excluded as an explanation for the straight-ahead preference.

Further experiments are nevertheless required to firmly conclude that the privileged processing of the straight-ahead direction observed in humans relies on a neuronal mechanism similar to that described in the monkey visual cortex. Both psychophysical (Nieman, Hayashi, Andersen, & Shimojo, 2005; Nishida, Motoyoshi, Andersen, & Shimojo, 2003) and fMRI studies (Andersson, Joliot, Percey, & Petit, 2007; DeSouza, Dukelow, & Vilis, 2002) have provided indirect evidences that the direction of gaze influences neuronal activity in human visual cortex. Yet it remains to be demonstrated that this influence leads to a higher sensitivity for the straight-ahead direction in human primary visual area. To address this issue, we are planning a parallel human/monkey functional imaging (fMRI) study (Orban, 2002; Vanduffel et al., 2001) in which cortical activations produced by straight-ahead and eccentric objects will be compared across visual areas in both primate species. If the same mechanism is at work in both species, straight-ahead objects should elicit stronger activations in the primary visual area (and probably beyond, in extrastriate visual areas) in both humans and monkeys.

Another important point that will deserve attention is whether the preferred straight-ahead direction is that defined by the head axis, the body (i.e., trunk) axis, or a complementary action of both. Previous studies have highlighted the importance of the body axis as a reference for the egocentric representation of the surrounding visual space and as an anchor for visuospatial attention (Karnath, Schenkel, & Fischer, 1991; Ventre, Flandrin, & Jeannerod, 1984). Most of these evidences emanate from studies in unilateral neglect patients, in which it has been shown that rotating the patients' trunk toward the contralesional space can increase the ability to explore and detect events in that otherwise neglected part of space (Karnath, Christ, & Hartje, 1993; Karnath et al., 1991). In healthy subjects, results are more controversial (Grubb & Reed, 2002; Hasselbach-Heitzeg & Reuter-Lorenz, 2002; Rorden, Karnath, & Driver, 2001). Recently, it has been reported that objects presented along the body axis should actually elicit shorter visuomotor responses, but only when subjects are walking, not when they remain still (Grubb, Reed, Bate, Garza, & Roberts, 2008). This result is in apparent contradiction with our results, because the preference for the straight-ahead direction reported here was evidenced in subjects sitting on a chair. This difference might be due to the fact that we manipulated gaze direction by

asking subjects to move their eyes toward the fixation target (head and body aligned) while subjects from that previous study were asked to turn their head toward the fixation target (head and body not aligned). This would suggest that both the head and trunk axes participate in constructing an internal representation of the straight-ahead direction. Although a lot remains to be done for reaching a more global understanding of this straight-ahead preference and the conditions in which it arises or not, the present study support the view that visual perception is an “embodied” process, which depends on postural information.

Conclusions

To conclude, we have shown that, even when looking elsewhere, the objects one faces are still processed preferentially in peripheral vision. This effect, evidenced at the behavioral level in human subjects, echoes that previously described at the neuronal level in macaque monkeys. It is likely to reflect the special behavioral status of objects located straight-ahead, either as potential obstacles during navigation or as optimal targets for other types of visually guided actions.

Acknowledgments

We thank S. Rima for English proofreading. This work was supported by grants from the Fondation de France (B. Fouassier), the Fyssen foundation, and the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS).

Durand, Trotter, and Celebrini conceived and designed the experiments; Durand, Celebrini, and Camors performed the experiments; Durand and Camors analyzed the data; and Durand, Trotter, and Celebrini wrote the paper.

Commercial relationships: none.

Corresponding author: Jean-Baptiste Durand.

Email: jbdurand@cerco.ups-tlse.fr.

Address: Université de Toulouse, Centre de Recherche Cerveau et Cognition, Toulouse, France; Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse Cedex, France.

References

- Andersen, R. A., Essick, G. K., & Siegel, R. M. (1985). Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science*, 230(4724), 456–458.
- Andersen, R. A., & Mountcastle, V. B. (1983). The influence of the angle of gaze upon the excitability of the light-sensitive neurons of the posterior parietal cortex. *Journal of Neuroscience*, 3(3), 532–548.
- Andersen, R. A., Snyder, L. H., Li, C. S., & Stricanne, B. (1993). Coordinate transformations in the representation of spatial information. *Current Opinion in Neurobiology*, 3(2), 171–176.
- Andersson, F., Joliot, M., Percey, G., & Petit, L. (2007). Eye position-dependent activity in the primary visual area as revealed by fMRI. *Human Brain Mapping*, 28(7), 673–680.
- Awatramani, H., Kerlin, J. R., Evans, K. K., & Tong, F. (2005). Cortical representation of space around the blind spot. *Journal of Neurophysiology*, 94(5), 3314–3324.
- Becker, W., & Klein, H. M. (1973). Accuracy of saccadic eye movements and maintenance of eccentric eye positions in the dark. *Vision Research*, 13(6), 1021–1034.
- Berkley, M. A., Kitterle, F., & Watkins, D. W. (1975). Grating visibility as a function of orientation and retinal eccentricity. *Vision Research*, 15(2), 239–244.
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, 10(4), 433–436.
- Bremmer, F. (2000). Eye position effects in macaque area V4. *NeuroReport*, 11(6), 1277–1283.
- Bremmer, F., Distler, C., & Hoffmann, K. P. (1997). Eye position effects in monkey cortex. II. Pursuit- and fixation-related activity in posterior parietal areas LIP and 7A. *Journal of Neurophysiology*, 77(2), 962–977.
- Bremmer, F., Ilg, U. J., Thiele, A., Distler, C., & Hoffmann, K. P. (1997). Eye position effects in monkey cortex. I. Visual and pursuit-related activity in extrastriate areas MT and MST. *Journal of Neurophysiology*, 77(2), 944–961.
- Bremmer, F., Pouget, A., & Hoffmann, K. P. (1998). Eye position encoding in the macaque posterior parietal cortex. *European Journal of Neuroscience*, 10(1), 153–160.
- Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1999). Space and attention in parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 22, 319–349.
- Coull, J. T., & Nobre, A. C. (1998). Where and when to pay attention: the neural systems for directing attention to spatial locations and to time intervals as revealed by both PET and fMRI. *Journal of Neuroscience*, 18(18), 7426–7435.
- Cumming, B. G. (2002). An unexpected specialization

- for horizontal disparity in primate primary visual cortex. *Nature*, 418(6898), 633–636.
- DeSouza, J. F., Dukelow, S. P., & Vilis, T. (2002). Eye position signals modulate early dorsal and ventral visual areas. *Cerebral Cortex*, 12(9), 991–997.
- Durand, J. B., Celebrini, S., & Trotter, Y. (2007). Neural bases of stereopsis across visual field of the alert macaque monkey. *Cerebral Cortex*, 17(6), 1260–1273.
- Durand, J. B., Trotter, Y., & Celebrini, S. (2010). Privileged processing of the straight-ahead direction in primate area V1. *Neuron*, 66(1), 126–137.
- Durand, J. B., Zhu, S., Celebrini, S., & Trotter, Y. (2002). Neurons in parafoveal areas v1 and v2 encode vertical and horizontal disparities. *Journal of Neurophysiology*, 88(5), 2874–2879.
- Galletti, C., & Battaglini, P. P. (1989). Gaze-dependent visual neurons in area V3A of monkey prestriate cortex. *Journal of Neuroscience*, 9(4), 1112–1125.
- Galletti, C., Battaglini, P. P., & Fattori, P. (1995). Eye position influence on the parieto-occipital area PO (V6) of the macaque monkey. *European Journal of Neuroscience*, 7(12), 2486–2501.
- Gonzalez, F., Relova, J. L., Perez, R., Acuna, C., & Alonso, J. M. (1993). Cell responses to vertical and horizontal retinal disparities in the monkey visual cortex. *Neuroscience Letters*, 160(2), 167–170.
- Grubb, J. D., & Reed, C. L. (2002). Trunk orientation induces neglect-like lateral biases in covert attention. *Psychological Science*, 13(6), 553–556.
- Grubb, J. D., Reed, C. L., Bate, S., Garza, J., & Roberts, R. J., Jr. (2008). Walking reveals trunk orientation bias for visual attention. *Perception & Psychophysics*, 70(4), 688–696.
- Guo, K., & Li, C. Y. (1997). Eye position-dependent activation of neurones in striate cortex of macaque. *NeuroReport*, 8(6), 1405–1409.
- Gur, M., & Snodderly, D. M. (1997). Visual receptive fields of neurons in primary visual cortex (V1) move in space with the eye movements of fixation. *Vision Research*, 37(3), 257–265.
- Hasselbach-Heitzeg, M. M., & Reuter-Lorenz, P. A. (2002). Egocentric body-centered coordinates modulate visuomotor performance. *Neuropsychologia*, 40(11), 1822–1833.
- Hess, R. F., & Dakin, S. C. (1997). Absence of contour linking in peripheral vision. *Nature*, 390(6660), 602–604.
- Howard, I. P., & Rogers, B. J. (1995). *Binocular vision and stereopsis*. New York: Oxford University Press.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, 160, 106–154.
- Karnath, H. O., Christ, K., & Hartje, W. (1993). Decrease of contralateral neglect by neck muscle vibration and spatial orientation of trunk midline. *Brain*, 116(Pt 2), 383–396.
- Karnath, H. O., Schenkel, P., & Fischer, B. (1991). Trunk orientation as the determining factor of the 'contralateral' deficit in the neglect syndrome and as the physical anchor of the internal representation of body orientation in space. *Brain*, 114(Pt 4), 1997–2014.
- Kitterle, F. L. (1986). Psychophysics of lateral tachistoscopic presentation. *Brain and Cognition*, 5(2), 131–162.
- Li, C. Y., Tanaka, M., & Creutzfeldt, O. D. (1989). Attention and eye movement related activation of neurons in the dorsal prelunate gyrus (area DP). *Brain Research*, 496(1-2), 307–313.
- Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A., & Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 77(1), 24–42.
- Marzi, C. A., & Di Stefano, M. (1981). *Hemiretinal differences in visual perception*. Paper presented at the Documenta Ophthalmologica Proceedings Series, The Hague.
- Marzi, C. A., Mancini, F., Metitieri, T., & Savazzi, S. (2006). Retinal eccentricity effects on reaction time to imagined stimuli. *Neuropsychologia*, 44(8), 1489–1495.
- Motter, B. C. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 70(3), 909–919.
- Nieman, D. R., Hayashi, R., Andersen, R. A., & Shimojo, S. (2005). Gaze direction modulates visual aftereffects in depth and color. *Vision Research*, 45(22), 2885–2894.
- Nishida, S., Motoyoshi, I., Andersen, R. A., & Shimojo, S. (2003). Gaze modulation of visual aftereffects. *Vision Research*, 43(6), 639–649.
- Nowicka, A., & Ringo, J. L. (2000). Eye position-sensitive units in hippocampal formation and in inferotemporal cortex of the macaque monkey. *European Journal of Neuroscience*, 12(2), 751–759.
- Orban, G. A. (2002). Functional MRI in the awake monkey: the missing link. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14(6), 965–969.
- Poirier, F. J., & Gurnsey, R. (2005). Non-monotonic

- changes in performance with eccentricity modeled by multiple eccentricity-dependent limitations. *Vision Research*, 45(18), 2436–2448.
- Posner, M. I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32(1), 3–25.
- Posner, M. I., Snyder, C. R., & Davidson, B. J. (1980). Attention and the detection of signals. *Journal of Experimental Psychology*, 109(2), 160–174.
- Pouget, A., Fisher, S. A., & Sejnowski, T. J. (1993). Egocentric spatial representation in early vision. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5(2), 150–161.
- Pouget, A., & Snyder, L. H. (2000). Computational approaches to sensorimotor transformations. *Nature Neuroscience*, 3 Suppl, 1192–1198.
- Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., & Umiltà, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia*, 25(1A), 31–40.
- Rorden, C., Karnath, H. O., & Driver, J. (2001). Do neck-proprioceptive and caloric-vestibular stimulation influence covert visual attention in normals, as they influence visual neglect? *Neuropsychologia*, 39(4), 364–375.
- Rosenbluth, D., & Allman, J. M. (2002). The effect of gaze angle and fixation distance on the responses of neurons in V1, V2, and V4. *Neuron*, 33(1), 143–149.
- Skavenski, A. A., & Steinman, R. M. (1970). Control of eye position in the dark. *Vision Research*, 10(2), 193–203.
- Trotter, Y., & Celebrini, S. (1999). Gaze direction controls response gain in primary visual-cortex neurons. *Nature*, 398(6724), 239–242.
- Vanduffel, W., Fize, D., Mandeville, J. B., Nelissen, K., Van Hecke, P., Rosen, B. R., et al., (2001). Visual motion processing investigated using contrast agent-enhanced fMRI in awake behaving monkeys. *Neuron*, 32(4), 565–577.
- Ventre, J., Flandrin, J. M., & Jeannerod, M. (1984). In search for the egocentric reference. A neurophysiological hypothesis. *Neuropsychologia*, 22(6), 797–806.
- Wandell, B. A., Dumoulin, S. O., & Brewer, A. A. (2007). Visual field maps in human cortex. *Neuron*, 56(2), 366–383.
- Westheimer, G. (1982). The spatial grain of the perifoveal visual field. *Vision Research*, 22(1), 157–162.
- Weyand, T. G., & Malpeli, J. G. (1993). Responses of neurons in primary visual cortex are modulated by eye position. *Journal of Neurophysiology*, 69(6), 2258–2260.
- Zipser, D., & Andersen, R. A. (1988). A back-propagation programmed network that simulates response properties of a subset of posterior parietal neurons. *Nature*, 331(6158), 679–684.

3.2) Traitement privilégié du droit-devant et saccade oculaires.

Un des rôles majeurs de la vision périphérique est le guidage des yeux servant à aligner, au moyen de saccades oculaires, la fovéa avec des régions d'intérêt de l'environnement visuel. Il a été régulièrement décrit qu'en réponse à un stimulus visuel, les mouvements saccadiques de recentrage (centripètes) présentaient à la fois des latences plus courtes et des vitesses plus importantes que les mouvements saccadiques augmentant l'excentricité du regard (centrifuges) (Pelisson & Prablanc, 1988). L'explication avancée était jusqu'à présent d'ordre moteur, justifiant cette différence à la fois par les contraintes musculaires présentes sur les saccades centrifuges, et par l'initialisation plus rapide des copies efférentes de saccades centripètes. La mise en évidence d'une préférence sensorielle pour la région du droit-devant par la vision périphérique pourrait apporter de nouvelles explications sur ces phénomènes. Les latences plus courtes pour les saccades centripètes pourraient être dues à un effet sensoriel, accélérant la détection précoce des cibles droits-devants par la vision périphérique. Pour mettre en lumière les possibles rôles moteurs et sensoriels dans la dynamique des saccades, j'ai pris en charge une deuxième étude de psychophysique intitulée « Saccadic straight-ahead preference : sensory and oculomotor factors » qui a été présentée à la « société des Neurosciences » en 2015. L'article en préparation dissocie les facteurs moteurs et sensoriels par l'observation des dynamiques de saccades et d'anti-saccades centripètes et centrifuges. Les résultats montrent que la position égocentrée d'apparition des cibles affecte la latence des saccades mais pas leurs vitesses. Les latences sont plus courtes pour les conditions droits-devants que pour les conditions excentrées. A l'inverse, la direction du mouvement saccadique influe sur sa vitesse, mais pas sur la latence d'initiation. La vitesse maximum est plus grande pour les mouvements centripètes que pour les mouvements centrifuges. Une double dissociation est donc observée, mettant en lumière des implications à la fois sensorielle et motrice dans la supériorité dynamique des saccades dirigées vers le droit devant.

Saccadic straight-ahead preference: sensory and oculomotor factors

Damien Camors^{1,2}, Pierre Pouget^{3,4}, Yves Trotter^{1,2} & Jean-Baptiste Durand^{1,2}

¹ Université de Toulouse, Centre de Recherche Cerveau et Cognition, Toulouse, France

² Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse Cedex, France

³ Inserm U975, Movement disorders and basal ganglia, Hôpital de la Salpêtrière, Paris, France

⁴ Université Pierre & Marie Curie-Paris 6, CNRS UMR 7225, CR-ICM, UMR S975, Paris, France

Abstract

Ocular saccades toward objects located straight-ahead exhibit both shorter latency and higher peak velocity than saccades toward objects in eccentric locations. Whether this saccadic straight-ahead preference is solely explained by oculomotor factors or also involves a sensory component remains unclear. In the present study, we addressed this issue by using both pro- and anti-saccade tasks in order to dissociate oculomotor factors, *i.e.* the centripetal *versus* centrifugal direction of the saccades, and sensory factors, *i.e.* the straight-ahead *versus* eccentric location of the saccade-triggering visual cues. Sixteen subjects underwent alternating blocks of horizontal pro- and anti-saccades during which eye movements were recorded binocularly at 1 kHz. Our results indicate that the location of the visual cues affects the latency of the saccades (shorter for straight-ahead cues), but not their peak velocity. By contrast, the direction of the saccades influences their peak velocity (higher for centripetal saccades) but not their latency. This double dissociation reveals that the saccadic straight-ahead preference relies on both sensory and oculomotor factors, which act respectively on the latency and on the peak velocity of saccadic eye movements.

Keywords: saccades, straight-ahead, oculomotor, sensory

Introduction

The sudden appearance of a salient element in the visual field generally triggers a ballistic rotation of the eyes in their orbits, called an ocular saccade, which aligns the eyes' optical axes with that element. A saccade generally starts a couple of hundred milliseconds after the stimulus appearance and lasts some tens of milliseconds, reaching a peak velocity of several hundred degrees per second.

There is now ample evidence that saccades directed toward objects closer to the straight-ahead direction (*centripetal* saccades) have different temporal properties than those directed toward objects in more eccentric locations (*centrifugal* saccades). Notably, the latency between the appearance of a visual target and the initiation of a saccade toward that target is shorter for centripetal saccades than for centrifugal saccades (Albano & Wurtz, 1982; J. Fuller, 1996; Krebs, Boehler, Zhang, Schoenfeld, & Woldorff, 2012; Krebs, Schoenfeld, Boehler, Song, & Woldorff, 2010; Lauritis & Robinson, 1986; Paré & Munoz, 1996; Zambbarbieri, Beltrami, & Versino, 1995). Centripetal saccades have also been shown to reach higher peak velocity and to be achieved earlier than centrifugal saccades of matched amplitude (Abel, Dell'Osso, Daroff, & Parker, 1979; Collewin, Erkelens, & Steinman, 1988; Frost & Pöppel, 1976; Inchingolo, Spanio, & Bianchi, 1987; Jürgens, Becker, & Kornhuber, 1981; Pelisson & Prablanc, 1988). Both properties, *i.e.* the faster initiation and faster execution of centripetal saccades, converge for conferring a "saccadic straight-ahead preference": everything else being equal, saccades toward objects closer to the straight-ahead direction have a marked temporal advantage over saccades toward objects farther away from that particular direction.

So far, this saccadic straight-ahead preference has been explained mainly by oculomotor differences between centripetal and centrifugal saccades. Latency differences have been associated to gaze-dependent modulations of saccade-related activity in the superior colliculus (Krebs et al., 2010; Paré & Munoz, 2001), although a recent report has suggested an additional contribution of occipito-parietal cortical areas (Krebs et al., 2012). Peak velocity differences have been proposed to reflect asymmetries in the neural command signals and/or in the mechanical constraints associated to these two types of saccades (Koene & Erkelens, 2002; Pelisson & Prablanc, 1988).

The aim of the present work was to determine whether the above-mentioned oculomotor factors, related to the centripetal *versus* centrifugal direction of the saccades, are the only contributors to the saccadic straight-ahead preference. More specifically, we wanted to evaluate whether sensory factors, related to the straight-ahead *versus* eccentric location of the saccade-triggering visual cues, might also play a role in shaping this preference. This question stems from the recent discovery by our team that elements located straight-ahead receive a preferential visual processing, as shown both at the neuronal level in

the primary visual area (V1) of macaque monkeys (Durand, Trotter, & Celebrini, 2010) and at the behavioral level in humans (Durand, Camors, Trotter, & Celebrini, 2012), and since confirmed by other electrophysiological (Przybylski, Kagan, & Snodderly, 2014) and functional imaging (Strappini et al., 2014) works. Our reasoning is that if objects located straight-ahead receive a privileged visual processing, this might somehow contribute to the temporal superiority of centripetal saccades directed toward those objects.

Testing this hypothesis requires being able to dissociate the direction of the saccades (centripetal/centrifugal) and the location of the visual cues triggering those saccades (straight-ahead/eccentric). As illustrated in Figure 1, this was achieved by using a conjunction of pro-saccade and anti-saccade tasks. Pro-saccades (in green) are directed toward the visual cues, so that straight-ahead (S) and eccentric (E) targets evoke respectively centripetal (P) and centrifugal (F) saccades. By contrast, anti-saccades (in red) are directed away from those cues, so that straight-ahead and eccentric targets trigger respectively centrifugal and centripetal saccades.

Figure 1

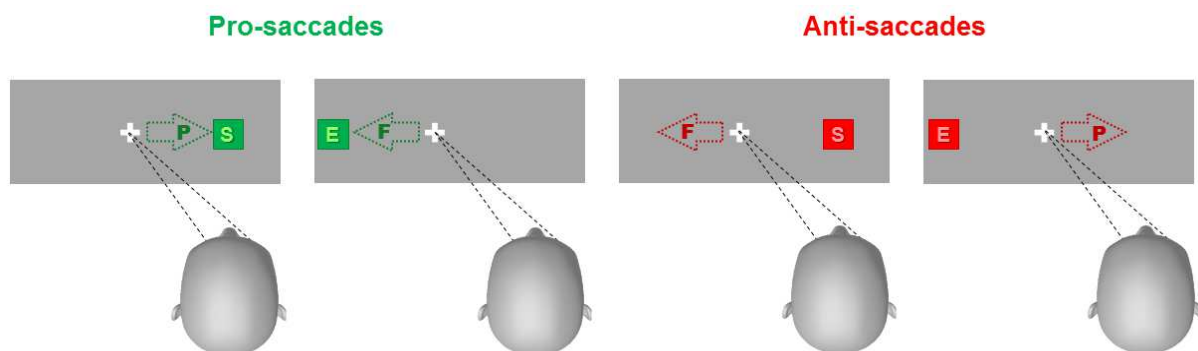


Figure 1. Pro-saccades (in green) and anti-saccades (in red) are directed respectively toward and opposite to the saccade-triggering visual cues. As a consequence, straight-ahead (S) visual cues evoke respectively centripetal (P) pro-saccades and centrifugal (F) anti-saccades, while the reverse is true for eccentric (E) visual cues.

The pro-saccade task is expected to produce results in agreement with the literature, *i.e.* shorter latency and higher peak velocity for centripetal saccades toward straight-ahead visual cues. Results for the anti-saccade task should thus reveal whether the latency and peak velocity effects are driven by the (oculomotor) saccade direction and/or by the (sensory) visual cue location. In that latter case, it might be found that centrifugal saccade can actually exhibit shorter latencies and/or higher peak velocities than centripetal saccades when they are triggered by a straight-ahead visual cue.

Materials and methods

Subjects. Twenty subjects (10 males and 10 females; mean age \pm standard deviation = 28.1 ± 3.8 years) participated in the experiment. All subjects had normal vision or corrected to normal with contact lenses or glasses. They provided written informed consent before the experiment, which met the requirement of the ethical principles of the declaration of Helsinki and was approved by the local ethic committee (CLERIT).

Apparatus. Subjects sat in a chair, legs uncrossed, hands on a table, and heads stabilized by a chin rest modified to constrain mechanically the head orientation. The chair and chin rest were positioned so as to ensure a fine alignment between the subjects' head and trunk axes. Subjects were asked to keep this positioning as constant as possible during the whole experiment. The experimenter checked the postural alignment of the subject after every block, and corrections were made when necessary. Subjects faced a large and curved screen, subtending $60^\circ \times 45^\circ$ at a viewing distance of 162 cm. Stimuli were displayed by a video projector (NEC NP1250) set to run with 70 Hz refresh rate at 800×600 pixels resolution. The experiment was controlled by the Psychophysics Toolbox extensions version 3.0 (Brainard, 1997; Pelli, 1997) installed on Matlab® R2011 software, running on an Intel Core i5 based computer. A video-based binocular eye tracker (Eye Link 1000 desktop, 1000 Hz) placed 35 cm in front of the subjects was used to record eye movements during the experiment.

Visual stimuli. The fixation target was a white cross ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$) displayed on the screen horizontal meridian, 8° away from its vertical meridian, either on the left or on the right. The saccade-triggering visual cues were red or green squares subtending $1^\circ \times 1^\circ$ of visual angle and appearing on the screen horizontal meridian, 8° away from the fixation cross, either on its left or on its right. The background was uniformly grey during the whole experiment.

Behavioral tasks. The subjects alternated blocks and pro-saccades and anti-saccades. At the beginning of each trial, subjects were asked to maintain their gaze on the fixation cross during a random period of 0.5 to 1 s. The trial was aborted in case of failure, *i.e.* when the gaze moved more than 1.5° away from the center of the cross during that period. Successful fixations led to the appearance of a visual cue, pseudo-randomly positioned 8° left or 8° right from the fixation cross. In the blocks of pro-saccades, the visual cue was green; subjects had to move their gaze toward it and to maintain fixation for 0.5 s in a non-visible window of $\pm 3^\circ$, centered on the visual cue. In the blocs of anti-saccades, the

visual cue was red; subjects were asked to move their gaze in the opposite direction and to keep it within a non-visible window of the same size but centered on a location opposite to that of the visual cue. In both cases, subjects were instructed to respond as fast as possible. They were familiarized with both tasks by a training of 5 trials per task. An auditory feedback was given after each response. In total, the subjects performed 12 blocks of 50 trials each, for a total duration of about 1 hour. The calibration of the eye tracker was adjusted every 4 blocks.

Experimental design. The experimental design is illustrated in Figure 2. There were 4 types of block, which differed with respect to the type of saccades: pro-saccades (left column) or anti-saccades (right column), and with respect to the initial gaze direction: 8° left (upper row) or 8° right (lower row) relative to the straight-ahead (SA) direction. Subjects were instructed before each block regarding the nature of the saccadic task: making saccades toward the visual cues (pro-saccades) or in the opposite direction (anti-saccades). The task was further signaled during the blocs by the color of the visual cues (green for the blocks of pro-saccade and red for the blocks of anti-saccades).

Figure 2

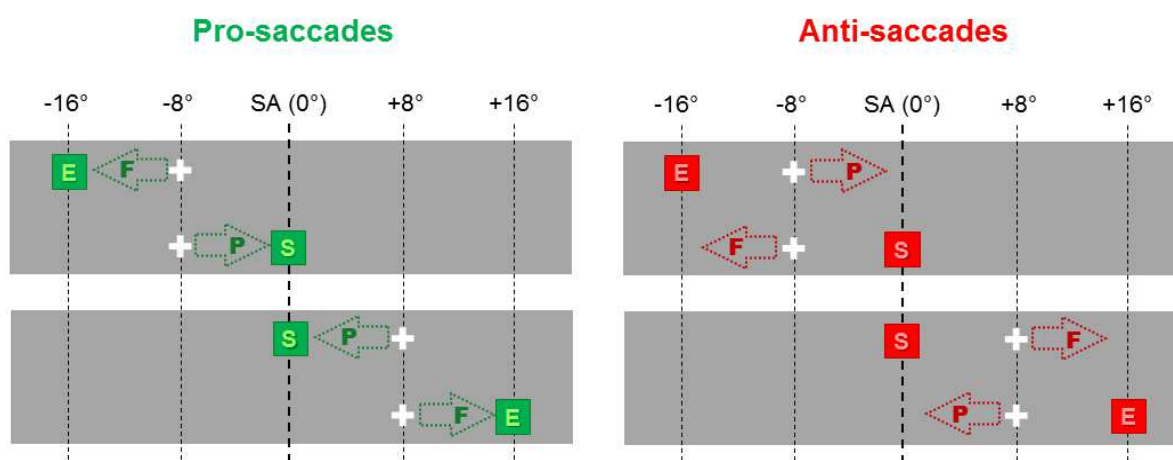


Figure 2. Experimental design with the 4 types of block (2 types of saccades: pro-saccades versus anti-saccades and 2 initial gaze directions: 8° leftward and 8° rightward with respect to the straight-ahead direction, SA). Same color code and abbreviations as Figure 1.

Importantly, within each block, both the initial orbital position of the eyes and the desired amplitude (8°) of the saccades were constant. Moreover, the proportion of leftward and rightward saccades was equated. Within each pair of pro- and anti-saccade blocks, both the leftward and rightward saccades included an equal proportion of centripetal and centrifugal saccades, as well as an equal proportion of saccades triggered by straight-ahead and eccentric visual cues. Thus, the design shown in Figure 2

allowed equating the initial eye positions, and both the amplitude and left/right direction of the saccades for comparing their temporal characteristics according to their type: pro-saccades versus anti-saccades, direction: centripetal (P) versus centrifugal (F), and triggering-cue location: straight-ahead (S) versus eccentric (E).

Data analysis. The eye tracking data was analyzed offline. Four out of the 20 subjects were excluded from the analyses, either because of an excessive error rate in the anti-saccade task (>20% of saccades toward the visual cue, $n=3$) or for instability in the eye tracking (>20% of trials with incomplete eye traces, $n=1$). For the sixteen subjects included, trials with incomplete eye traces just before and during the saccade execution were discarded (3.9% of the total number of trials). Trials initiated in the wrong direct (incorrect trials, 4.6%) and those in which the saccade onset indicated an anticipation (latency < 100 ms) or an attentional lapse (latency > 800 ms) were recorded but not included in the subsequent temporal analyses.

For the selected trials, the binocular XY position profiles (500 Hz/eye) were first converted from pixel to degrees of visual angle. They were further differentiated in order to get velocity and acceleration profiles. The onsets of the saccades were determined as the time points at which the velocity and acceleration profiles raised above $30^\circ/\text{s}$ and $8000^\circ/\text{s}^2$ respectively. The offsets were identified as the time points at which the velocity and acceleration profiles fell below those values. Saccadic latencies were computed as the times elapsed between the visual cue onsets and the saccade onsets. Saccadic peak velocities corresponded to the maximum of the velocity profiles within the period bounded by the onsets and offsets of the saccades. Additionally, profiles of instantaneous Euclidean distances were derived from the position profiles and integrated over the whole durations of the saccadic eye movements in order to get their amplitudes.

For each subject and each of the 8 experimental conditions detailed in Figure 2, the median latency, peak velocity and amplitude of the saccades were computed, with their 90% confidence intervals. The comparison of these parameters between centripetal and centrifugal saccades and between those triggered by straight-ahead and eccentric visual cues was done with two-way repeated measures ANOVA tests, with a significance threshold set at 5%. All the analyses were performed with Matlab® R2012 software and its Statistical toolbox®.

Results

1. Saccades latency

Figure 3 shows the median saccade latencies (and 90% confidence intervals) of all the subjects as evaluated in the pro-saccade (left panel) and anti-saccade (right panel) tasks. In both cases, those values were obtained after combining the data from the blocks of left and right starting eye positions (see Figure 2). That way, we could compare the saccades latency as a function of their centripetal (P) / centrifugal (F) direction and straight-ahead (S) / eccentric (E) triggering-cue location, without confounds from the initial eye position and left/right saccadic direction.

Figure 3

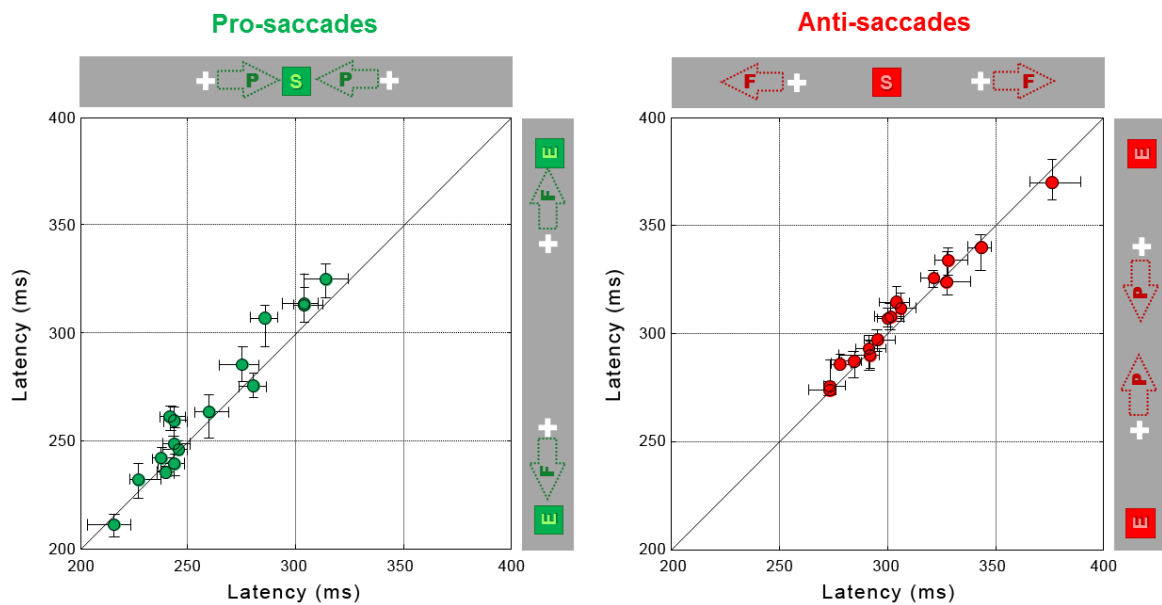


Figure 3. Median saccade latencies (and 90% confidence intervals) in the pro-saccade (left panel) and anti-saccade (right panel) tasks. For the pro-saccades, latencies of centripetal saccades toward straight-ahead cues are plotted against those of centrifugal saccades toward eccentric cues. For the anti-saccades, latencies are compared between centrifugal saccades toward straight-ahead cues and centripetal saccades toward eccentric cues.

As a first general observation, it can be noted that pro-saccades exhibit shorter latencies than anti-saccades, in agreement with previous reports (Everling & Fischer, 1998; Hallett, 1978). The mean of the median latencies across subjects (\pm standard error) was 263.1 ± 7.9 ms for the pro-saccades against 307.3 ± 6.6 ms for the anti-saccades.

Considering now in more details the pro-saccades (left panel), the median latencies of the centripetal saccades triggered by straight-ahead cues are plotted against those of the centrifugal saccades evoked by eccentric cues. The fact that most points lie above the identity diagonal indicates that the former are initiated faster than the latter, in agreement with the literature (Albano & Wurtz, 1982; J. Fuller, 1996; Krebs et al., 2012, 2010; Laurutis & Robinson, 1986; Paré & Munoz, 1996; Zambbarbieri et al., 1995). The mean difference in median latencies across subjects (\pm standard error) was 5.7 ± 2.1 ms.

Turning to the anti-saccades (right panel), a crucial point to recall is that the saccade direction is reversed compared to that of the pro-saccades triggered by visual cues in the same location. Thus, that time, the median latencies of the *centrifugal* saccades triggered by straight-ahead cues are plotted against those of the *centripetal* saccades evoked by eccentric cues. Once again, most points were found to lie above the identity diagonal, suggesting a temporal superiority for the anti-saccades evoked by straight-ahead cues compared to those triggered by eccentric cues, even though the former saccades are centrifugal. The mean difference in median latencies was nevertheless slightly weaker: 2.8 ± 1.2 ms.

The statistical significance of these results was evaluated by a two-way repeated measures ANOVA, with saccades latency as dependent variable and both saccades types (pro-saccade / anti-saccade) and saccade-triggering cue locations (straight-ahead / eccentric) as independent factors. Note that with such a design, the interaction term reflects the effect of the saccades directions (centripetal / centrifugal). Results of the ANOVA are provided in table 1. They confirm the significant effects of both the saccade type and cue location, on saccades latency. The absence of significant influence of the centripetal / centrifugal saccades direction is confirmed by the non-significance of the interaction term.

Table 1. Two-ways repeated measures ANOVA on saccades latency

| | □ latency (mean±90% CI) | SS | Df | MS | F | p |
|--------------------------------|----------------------------|---------|----|---------|--------|------------------------------------|
| Fact I. Type (pro/anti) | <u>44.19 ± 6.58</u> | 31240.6 | 1 | 31240.6 | 65.701 | <u>7.32x10⁻⁷</u> |
| Fact I x Subj | | 7132.4 | 15 | 475.5 | | |
| Fact II. Cue location (S/E) | <u>4.22 ± 2.07</u> | 284.8 | 1 | 284.8 | 10.425 | <u>0.0056</u> |
| Fact II x Subj | | 409.7 | 15 | 27.3 | | |
| Fact I x II Direction (P/F) | 1.43 ± 2.40 | 33.1 | 1 | 33.1 | 1.676 | 0.2151 |
| Fact I x II x Subj | | 295.9 | 15 | 19.7 | | |

2. Saccades peak velocity

Figure 4 shows the median peak velocity of saccades (and 90% confidence intervals) with conventions and color code similar to those of Figure 3. As for the latencies, we observed large differences in peak

latency between pro- and anti-saccades. Pro-saccades reached higher peak velocity (337.9 ± 45.4 deg/s; mean \pm standard error) than anti-saccades (372.4 ± 50.6 deg/s) of the same desired amplitude and with similar initial position of the eyes.

In agreement with the literature (Abel et al., 1979; Collewyn et al., 1988; Frost & Pöppel, 1976; Inchingolo et al., 1987; Jürgens et al., 1981; Pelisson & Prablanc, 1988), centripetal pro-saccades toward straight-ahead cues were found to exhibit higher peak velocity than centrifugal pro-saccades toward eccentric cues, with a mean difference in median peak velocity of 16.5 ± 3.1 deg/s.

Figure 4

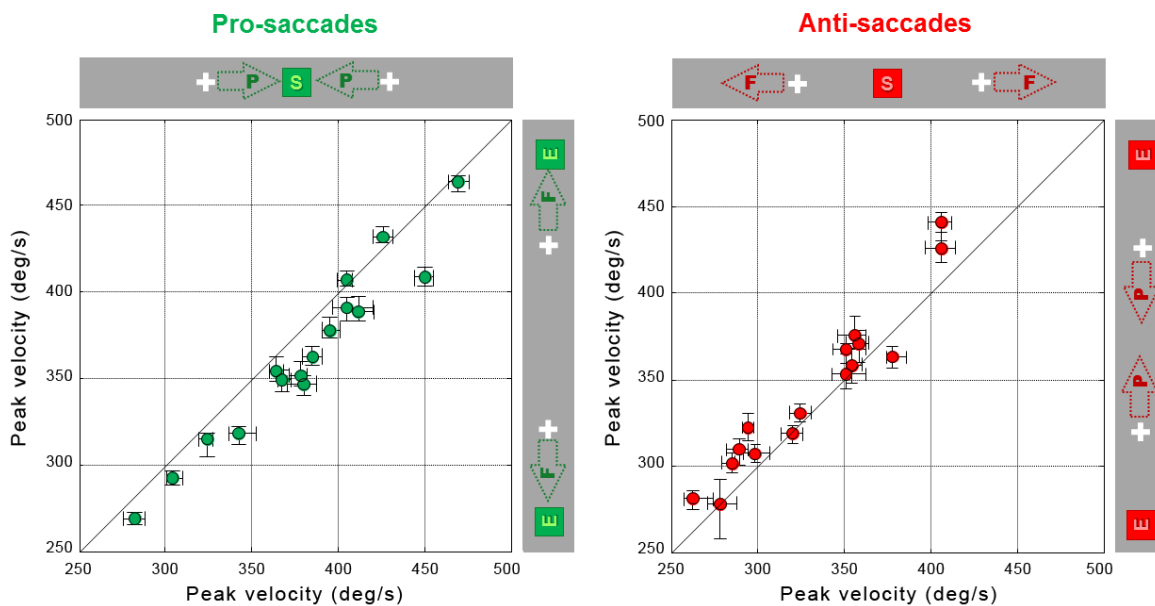


Figure 4. Median saccade peak velocities (and 90% confidence intervals) evaluated in the pro-saccade (left panel) and anti-saccade (right panel) tasks. The compared experimental conditions are similar to those of Figure 3.

Interestingly, the median peak velocities shifted from below the identity diagonal the pro-saccades (left panel) to above the diagonal for anti-saccades (right panel). Thus, for anti-saccades, centripetal saccades showed higher peak velocity than centrifugal saccades, even if the former were triggered by eccentric visual cues. The mean difference in median peak velocity was 20.3 ± 7.8 deg/s.

As for the latencies, the statistical significance of these observations was evaluated by a two-way repeated measures ANOVA, with peak velocity as dependent variable and both saccades types (pro-saccade / anti-saccade) and saccade-triggering cue locations (straight-ahead / eccentric) as independent factors, with the interaction term reflecting the saccades directions (centripetal / centrifugal). Results are provided in table 2. They confirm the significant effects of the saccade type and centripetal/centrifugal direction.

Table 2. Two-ways repeated measures ANOVA on saccades peak velocity

| | □ Peak velocity (mean±90% CI) | SS | df | MS | F | p |
|--------------------------------|----------------------------------|---------|----|---------|--------|------------------------------------|
| Fact I. Type (pro/anti) | <u>34.46 ± 11.20</u> | 19002.0 | 1 | 19002.0 | 28.594 | <u>8.14x10⁻⁵</u> |
| Fact I x Subj | | 9967.9 | 15 | 664.6 | | |
| Fact II. Cue location (S/E) | 2.34 ± 6.79 | 87.4 | 1 | 87.4 | 2.619 | 0.1264 |
| Fact II x Subj | | 500.2 | 15 | 33.3 | | |
| Fact I x II Direction (P/F) | <u>14.18 ± 4.45</u> | 3219.6 | 1 | 3219.6 | 27.209 | <u>1.04x10⁻⁴</u> |
| Fact I x II x Subj | | 1775.0 | 15 | 118.3 | | |

3. Saccades amplitude

Within the typical range (<15°) of saccade amplitudes (Bahill, Adler, & Stark, 1975), there is a well-known linear relationship between the amplitude of saccades and their peak velocity, which is called “main sequence” (Bahill, Clark, & Stark, 1975). The relationship between saccade amplitude and latency is more controversial, but it has been reported that the latency of saccades increases with their amplitude (for review, Fuller, 1992). Thus, it is important to assess whether some aspects of the saccadic straight-ahead preference might be related to variations in saccade amplitude.

As for the latencies and peak velocities, the median saccade amplitudes were submitted to a two-way repeated measures ANOVA, with both saccades types (pro-saccade / anti-saccade) and saccade-triggering cue locations (straight-ahead / eccentric) as independent factors. The results are shown in Table 3.

Table 3. Two-ways repeated measures ANOVA on saccades amplitude

| | □ Amplitude (°) (mean±90% CI) | SS | df | MS | F | p |
|----------------------------|----------------------------------|-------|----|-------|--------|------------------------------------|
| Fact I. Type (pro/anti) | <u>1.30 ± 0.21</u> | 27.00 | 1 | 27.00 | 59.313 | <u>1.37x10⁻⁶</u> |

| | | | | | | |
|--------------------------------|-------------|------|----|------|-------|--------|
| Fact I x Subj | | 6.82 | 15 | 0.46 | | |
| Fact II. Cue location (S/E) | 0.09 ± 0.12 | 0.12 | 1 | 0.12 | 2.129 | 0.1652 |
| Fact II x Subj | | 0.86 | 15 | 0.06 | | |
| Fact I x II Direction (P/F) | 0.14 ± 0.12 | 0.34 | 1 | 0.34 | 3.908 | 0.0667 |
| Fact I x II x Subj | | 1.32 | 15 | 0.09 | | |

It appears that the only factor with a significant impact on the amplitude of saccades is their type. With a mean amplitude (\pm standard error) of 8.08 ± 0.02 deg, pro-saccades exhibit amplitudes close to the desired amplitude of 8 deg. By contrast, the mean amplitude of anti-saccades (6.78 ± 0.05 deg) indicates that they are hypometric. These results are in agreement with the literature on anti-saccades (Everling & Fischer, 1998; Hallett, 1978), and might contribute to the highest peak velocity of pro-saccades over anti-saccades. However, since neither the cue location nor the saccade direction have a significant impact on the amplitudes, this variable is unlikely to provide a causal explanation for the saccadic straight-ahead preference.

Discussion

The main objective of the present work was to investigate whether the temporal advantage of saccades directed toward objects located straight-ahead over saccades directed toward objects in eccentric locations stem solely from oculomotor factors (asymmetries in the planning and/or execution of centripetal and centrifugal saccades) or involve also sensory factors (asymmetries in the processing of straight-ahead and eccentric visual cues).

Together, our results confirm the temporal advantage of centripetal over centrifugal pro-saccades, both for the latency of saccade initiation (Albano & Wurtz, 1982; J. Fuller, 1996; Krebs et al., 2012, 2010; Laurutis & Robinson, 1986; Paré & Munoz, 1996; Zambbarbieri et al., 1995) and for the saccades peak velocity (Abel et al., 1979; Collewijn et al., 1988; Frost & Pöppel, 1976; Inchingolo et al., 1987; Jürgens et al., 1981; Pelisson & Prablanc, 1988).

However, we went further by dissociating the centripetal / centrifugal saccades directions from the straight-ahead / eccentric locations of the saccade-triggering visual cues through the introduction of an

anti-saccade task. This allowed showing that for the latency of saccades, the straight-ahead advantage is explained by the location of the saccade-triggering visual cues. Actually, saccades evoked by straight-ahead cues exhibit shorter latencies, irrespective of whether they are directed toward (centripetal pro-saccades) or opposite (centrifugal anti-saccades) to these cues. By contrast, we found that in terms of execution speed, the straight-ahead advantage relates to the centripetal/centrifugal direction of the saccades, irrespective of the triggering cues location.

The fact that peak velocities are not influenced by the location of the triggering visual cues is in agreement with the results of a previous study (Eggert, Mezger, Robinson, & Straube, 1999) showing that internally triggered saccades exhibit a similar centripetal over centrifugal advantage in peak velocity, even though they are not evoked by external visual cues. These results are also in good agreement with a previous modeling work (Koene & Erkelens, 2002) that identified mechanical asymmetries in muscle viscosity as a likely cause of the peak velocity differences between centripetal and centrifugal saccades. Thus, converging evidences indicate that the higher peak velocity of saccades directed toward straight-ahead objects is not related to the sensory processing of visual cues and can be explained solely by oculomotor factors.

This conclusion is in striking contrast with the one reached for saccades latencies, since the advantage was found to rely on the straight-ahead location of the visual cues, irrespective of the saccades direction. This finding echoes the recent discovery of a privileged visual processing of the straight-ahead direction as shown both in humans (Durand, Camors, Trotter, & Celebrini, 2012; Strappini et al., 2014) and non-human primates (Durand, Trotter, & Celebrini, 2010; Przybyszewski, Kagan, & Snodderly, 2014). It is also in agreement with a recent human EEG study (Krebs et al., 2012) showing that the faster initiation of saccades toward straight-ahead visual cues correlates with modulations of cortical activity in the occipito-parietal cortex (Krebs et al., 2012). This privileged cortical processing of straight-ahead visual elements might be inherited by the superior colliculus through cortico-tectal connections, and explain why neuronal activity differ during the preparation of saccades toward straight-ahead and eccentric objects (Krebs et al., 2010; Paré & Munoz, 2001).

One can note that saccades toward straight-ahead objects are initiated only 4 to 5 ms faster than those toward eccentric objects. The high statistical significance of this tiny difference (see Table 2) is thus explained by its consistency across individual subjects. This difference is less than the 10 ms difference we observed for the latency of manual responses elicited by straight-ahead versus eccentric objects (Durand et al., 2012). Part of this disparity might be caused by differences in the intrinsic properties of the visual cues employed in that latter study and in the present one. Another potential explanation is illustrated in Figure 5. If the decision threshold for triggering an ocular saccade is lower than that for triggering a manual response (*i.e.* that it requires accumulating less sensory evidences), one might

observe both smaller overall latencies and smaller differences between responses evoked by straight ahead and eccentric visual cues.

Figure 5

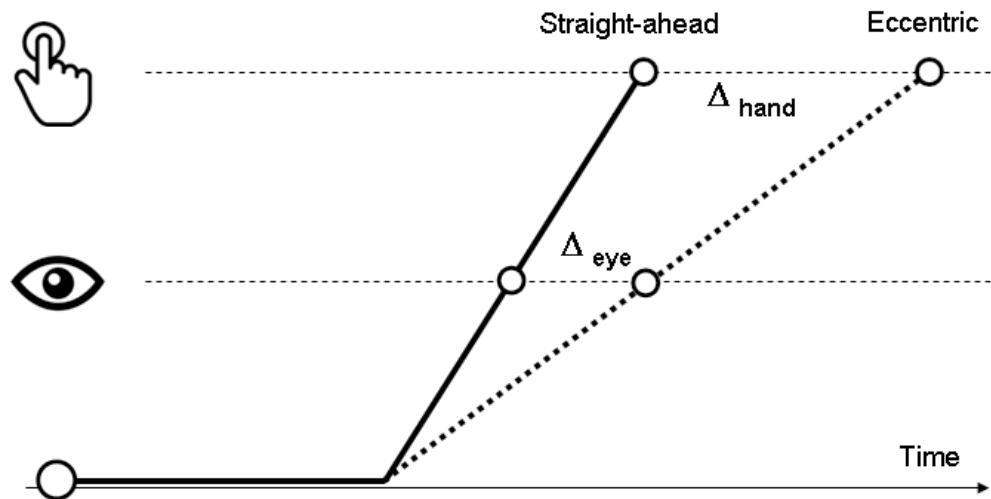


Figure 5. Schematic representation of the decision threshold for eye and hand responses following the appearance of a visual cue (circle) in a straight-ahead or eccentric location. After a latency period, sensory evidences accumulate over time, faster for the cue in straight-ahead location than in eccentric location. If the decision threshold is lower for eye movements, the difference in latency between straight-ahead and eccentric cue locations is also reduced ($\Delta_{\text{eye}} < \Delta_{\text{hand}}$).

Another important aspect to take into account is that an observer generally performs 3 to 4 saccades per seconds, which already make about 200 hundred saccades per minute (Henderson, 2003; Martinez-Conde, Macknik, & Hubel, 2004; Rayner, 1998). Thus, a slight temporal advantage at the level of individual saccades can become quite impressive when cumulated over the number of saccades one performs each single day. Thus far, the faster initiation of saccades elicited by straight-ahead objects has been interpreted as a “re-centering bias”, i.e. a tendency to favor a central orbital position for the eyes, which is optimal in terms of orbital reserves for the planning and execution of further ocular saccades (e.g. Krebs et al., 2010; Paré & Munoz, 2001). For large saccades, it has been proposed that the slower initiation of saccades toward eccentric positions might allow an orienting response of the head to come first, minimizing the amplitude of the ocular saccade and thus the final eccentricity of the eyes orbital position (Fuller, 1996). Based on the results of the present study, we bring the additional hypothesis that the saccadic straight-ahead preference is at least partly inherited from a privileged visual processing of that particular region of space and simply reflects its ecological importance (notably to avoid obstacles during navigation; see Durand, Trotter & Celebrini, 2010).

To conclude, our results reveal a double dissociation in that the saccadic straight-ahead preference relies on both sensory and oculomotor factors, which act respectively on the latency and on the peak velocity of saccadic eye movements.

References

- Abel, L. A., Dell'Osso, L. F., Daroff, R. B., & Parker, L. (1979). Saccades in extremes of lateral gaze. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 18(3), 324–7. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/422337>
- Albano, J. E., & Wurtz, R. H. (1982). Deficits in eye position following ablation of monkey superior colliculus, pretectum, and posterior-medial thalamus. *J Neurophysiol*, 48(2), 318–337. Retrieved from <http://jn.physiology.org/content/48/2/318.long>
- Bahill, a. T., Clark, M. R., & Stark, L. (1975). The main sequence, a tool for studying human eye movements. *Mathematical Biosciences*, 24(3-4), 191–204. doi:10.1016/0025-5564(75)90075-9
- Bahill, A. T., Adler, D., & Stark, L. (1975). Most naturally occurring human saccades have magnitudes of 15 degrees or less. *Investigative Ophthalmology*, 14(6), 468–9. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1132942>
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, 10(4), 433–6. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9176952>
- Collewijn, H., Erkelens, C. J., & Steinman, R. M. (1988). Binocular co-ordination of human horizontal saccadic eye movements. *The Journal of Physiology*, 404, 157–82. Retrieved from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1190820&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Durand, J.-B., Camors, D., Trotter, Y., & Celebrini, S. (2012). Privileged visual processing of the straight-ahead direction in humans. *Journal of Vision*, 12(6). doi:10.1167/12.6.34
- Durand, J.-B., Trotter, Y., & Celebrini, S. (2010). Privileged processing of the straight-ahead direction in primate area V1. *Neuron*, 66(1), 126–37. doi:10.1016/j.neuron.2010.03.014
- Eggert, T., Mezger, F., Robinson, F., & Straube, A. (1999). Orbital position dependency is different for the gain of externally and internally triggered saccades. *Neuroreport*, 10(12), 2665–70. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10574389>
- Everling, S., & Fischer, B. (1998). The antisaccade: a review of basic research and clinical studies. *Neuropsychologia*, 36(9), 885–899. doi:10.1016/S0028-3932(98)00020-7

- Frost, D., & Pöppel, E. (1976). Different programming modes of human saccadic eye movements as a function of stimulus eccentricity: indications of a functional subdivision of the visual field. *Biological Cybernetics*, 23(1), 39–48. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/953086>
- Fuller, J. (1996). Eye position and target amplitude effects on human visual saccadic latencies. *Experimental Brain Research*, 109(3). doi:10.1007/BF00229630
- Fuller, J. H. (1992). Comparison of head movement strategies among mammals. In A. Berthoz, W. Graf, & P. P. Vidal (Eds.), *The Head-Neck Sensory-Motor System* (pp. 101–114). New York: Oxford University Press.
- Hallett, P. E. (1978). Primary and secondary saccades to goals defined by instructions. *Vision Research*, 18(10), 1279–1296. doi:10.1016/0042-6989(78)90218-3
- Henderson, J. (2003). Human gaze control during real-world scene perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 498–504. doi:10.1016/j.tics.2003.09.006
- Inchingolo, P., Spanio, M., & Bianchi, M. (1987). The Characteristic Peak Velocity - Mean Velocity of Saccadic Eye Movements in Man. In J. K. O'Regan & A. Lévy-Schoen (Eds.), *Eye Movements from Physiology to Cognition* (pp. 17–26). North-Holland: Elsevier Science. Retrieved from <https://books.google.com/books?id=AFYJAAQBAJ&pgis=1>
- Jürgens, R., Becker, W., & Kornhuber, H. H. (1981). Natural and drug-induced variations of velocity and duration of human saccadic eye movements: evidence for a control of the neural pulse generator by local feedback. *Biological Cybernetics*, 39(2), 87–96. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7236748>
- Koene, A. R., & Erkelens, C. J. (2002). Cause of kinematic differences during centrifugal and centripetal saccades. *Vision Research*, 42(14), 1797–1808. doi:10.1016/S0042-6989(02)00110-4
- Krebs, R. M., Boehler, C. N., Zhang, H. H., Schoenfeld, M. A., & Woldorff, M. G. (2012). Electrophysiological recordings in humans reveal reduced location-specific attentional-shift activity prior to recentering saccades. *Journal of Neurophysiology*, 107(5), 1393–402. doi:10.1152/jn.00912.2010
- Krebs, R. M., Schoenfeld, M. a, Boehler, C. N., Song, A. W., & Woldorff, M. G. (2010). The Saccadic Re-Centering Bias is Associated with Activity Changes in the Human Superior Colliculus. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4(November), 193. doi:10.3389/fnhum.2010.00193
- Lauritis, V. P., & Robinson, D. A. (1986). The vestibulo-ocular reflex during human saccadic eye movements. *The Journal of Physiology*, 373, 209–33. Retrieved from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1182533&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., & Hubel, D. H. (2004). The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature Reviews. Neuroscience*, 5(3), 229–40. doi:10.1038/nrn1348
- Paré, M., & Munoz, D. P. (1996). Saccadic reaction time in the monkey: advanced preparation of oculomotor programs is primarily responsible for express saccade occurrence. *Journal of Neurophysiology*, 76(6), 3666–81. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8985865>

- Paré, M., & Munoz, D. P. (2001). Expression of a re-centering bias in saccade regulation by superior colliculus neurons. *Experimental Brain Research*, 137(3-4), 354–68. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11355382>
- Pelisson, D., & Prablanc, C. (1988). Kinematics of centrifugal and centripetal saccadic eye movements in man. *Vision Research*, 28(1), 87–94. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/3414002>
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, 10(4), 437–42. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9176953>
- Przybylski, A. W., Kagan, I., & Snodderly, D. M. (2014). Primate area V1: largest response gain for receptive fields in the straight-ahead direction. *Neuroreport*, 25(14), 1109–15. doi:10.1097/WNR.000000000000235
- Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. *Psychological Bulletin*, 124(3), 372–422. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9849112>
- Strappini, F., Pitzalis, S., Snyder, A. Z., McAvoy, M. P., Sereno, M. I., Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2014). Eye position modulates retinotopic responses in early visual areas: a bias for the straight-ahead direction. *Brain Structure & Function*. doi:10.1007/s00429-014-0808-7
- Zambarbieri, D., Beltrami, G., & Versino, M. (1995). Saccade latency toward auditory targets depends on the relative position of the sound source with respect to the eyes. *Vision Research*, 35(23-24), 3305–3312. doi:10.1016/0042-6989(95)00065-M

IV) Vision périphérique et représentations allocentrées

4.1) Représentations allocentrées à partir d'indices périphériques

Plusieurs études ont montré que la perte de la vision périphérique perturbait particulièrement les représentations allocentrées (Fortenbaugh et al., 2007, 2008; Turano et al., 2005). Pourtant il a été régulièrement mentionné que seuls les indices locaux proches d'objets d'intérêts étaient pris en compte dans le codage allocentré (Diedrichsen et al., 2004; Fiehler et al., 2014; Krigolson & Heath, 2004; van Asselen & Castelo-Branco, 2009). Comment expliquer la différence entre les déficits observés chez les personnes atteintes de vision tubulaire et la littérature suggérant un rôle limité des informations périphériques dans les représentations spatiales ?

La plupart de ces études utilisent des scènes artificielles visuellement très pauvres. Pourtant, l'environnement qui nous entoure est extrêmement riche et de nombreuses informations de bas et haut niveaux sont naturellement présentes en périphérie de notre champ visuel. La vision périphérique est notamment capable d'extraire des informations servant à la catégorisation de scènes ou encore à la reconnaissance de visages (Bayle et al., 2011; Larson & Loschky, 2009). L'absence de cohérence globale et le contenu plus pauvre des scènes artificielles pourraient donc réduire l'importance des indices visuels situés en périphérie. Les rares études ayant utilisé des scènes plus naturelles ont d'ailleurs montré que des indices globaux étaient utilisés pour mémoriser la position d'objet dans l'espace (Brockmole, Castelano, & Henderson, 2006; Brooks, Rasmussen, & Hollingworth, 2010). Cela suggère que ces indices présents généralement en périphérie du champ visuel sont intégrés dans le codage allocentré d'une cible d'intérêt. Cependant, la notion d'indice global et local n'est pas bien définie dans la littérature. Les indices locaux sont décrits comme les indices proches d'une cible d'intérêt (Brady & Chun, 2007)(Olson & Chun, 2002), alors que les indices globaux sont plutôt décrits comme des indices situés en arrière fond d'une scène visuelle (Rosenbaum & Jiang, 2013). La différence entre ces indices reste cependant subjective tant qu'elle n'est pas définie de façon quantitative, notamment en terme de

distance angulaire. De ce fait, même si certaines études montrent l'utilisation d'indices globaux dans le codage allocentré, il est difficile de définir la portée exacte de ce codage et le rôle possible de la vision périphérique.

Dans le but de définir la portée d'un codage allocentré d'un objet dans une scène naturelle, j'ai mené une étude nommée « Allocentric coding : spatial range and combination rules », publiée dans le journal *Vision Research*. Dans cette étude, les sujets devaient pointer par le biais d'un laser, la position mémorisée d'une cible préalablement observée un court instant dans une scène visuelle naturelle. Durant cette brève observation, un masque de taille variable obstruait les informations visuelles placées autour de la cible afin de manipuler la distance angulaire entre la cible et les indices visuels les plus proches. Durant la phase de pointage, la scène visuelle était de nouveau présente mais sans masque. Grâce à une subtile manipulation de la scène, les indices égocentrés et allocentrés ont été dissociés pour mesurer l'influence de chacun sur la réponse de pointage. Les résultats ont montré que des indices visuels placés à plus de 10 degrés de la cible participaient au codage allocentré d'une cible. Les réponses de pointages étaient basées sur ces indices allocentrés mais aussi sur des indices égocentrés, suivant un modèle bayésien. La combinaison de ces deux types d'indices était gouvernée à la fois par la fiabilité de chaque indice et par un a priori gouvernant la force de leur couplage.



Allocentric coding: Spatial range and combination rules



D. Camors^{a,b,c,d}, C. Jouffrais^{c,d}, B.R. Cottureau^{a,b}, J.B. Durand^{a,b,*}

^a Université de Toulouse, Centre de Recherche Cerveau et Cognition, Toulouse, France

^b CNRS, CerCo, Toulouse, France

^c Université de Toulouse, IRIT, Toulouse, France

^d CNRS, IRIT, Toulouse, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 30 October 2014

Received in revised form 23 February 2015

Available online 4 March 2015

Keywords:

Space perception

Allocentric

Egocentric

Pointing

Cue combination

ABSTRACT

When a visual target is presented with neighboring landmarks, its location can be determined both relative to the self (egocentric coding) and relative to these landmarks (allocentric coding). In the present study, we investigated (1) how allocentric coding depends on the distance between the targets and their surrounding landmarks (*i.e.* the spatial range) and (2) how allocentric and egocentric coding interact with each other across targets-landmarks distances (*i.e.* the combination rules). Subjects performed a memory-based pointing task toward previously gazed targets briefly superimposed (200 ms) on background images of cluttered city landscapes. A variable portion of the images was occluded in order to control the distance between the targets and the closest potential landmarks within those images. The pointing responses were performed after large saccades and the reappearance of the images at their initial location. However, in some trials, the images' elements were slightly shifted ($\pm 3^\circ$) in order to introduce a subliminal conflict between the allocentric and egocentric reference frames. The influence of allocentric coding in the pointing responses was found to decrease with increasing target-landmarks distances, although it remained significant even at the largest distances ($\geq 10^\circ$). Interestingly, both the decreasing influence of allocentric coding and the concomitant increase in pointing responses variability were well captured by a Bayesian model in which the weighted combination of allocentric and egocentric cues is governed by a coupling prior.

© 2015 The Authors. Published by Elsevier Ltd. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

1. Introduction

Being able to form, maintain and update representations of objects locations in surrounding space is mandatory for flexible and adaptive behaviors. Depending on the spatial task at hand and on the properties of the surrounding space, human subjects have been shown to rely on two non-mutually exclusive types of spatial representations: (1) egocentric representations, in which spatial locations are encoded with respect to the self and (2) allocentric representations, in which locations are encoded with respect to external landmarks (Burgess, 2006; Colby, 1998; Tatler & Land, 2011).

Converging lines of evidences indicate that subjects rely on egocentric, gaze-centered, representations when pointing/reaching toward the memorized locations of visual targets that were presented within neutral surroundings, *i.e.* in the absence of external landmarks (Cohen & Andersen, 2002; Lacquaniti & Caminiti, 1998; Medendorp et al., 2008; Thompson & Henriques, 2011).

However, it is also been shown that when visual or cognitive landmarks are provided with the visual targets, these allocentric cues contributes to the mental representation of the targets location (Barry, Bloomberg, & Huebner, 1997; Carrozzo et al., 2002; Diedrichsen et al., 2004; Krigolson & Heath, 2004; Lemay, Bertram, & Stelmach, 2004a; Obhi & Goodale, 2005). Although some of the earliest studies have claimed that allocentric representations dominate and can even extinguish egocentric representations in the context of memory-based actions (Hay & Redon, 2006; Lemay, Bertram, & Stelmach, 2004a; Sheth & Shimojo, 2004), more recent studies rather support the idea of a weighted combination of these two types of spatial representation before action execution (Byrne, Cappadocia, & Crawford, 2010), with the weights being governed, at least partially, by the respective reliability of these two types of cues (Byrne & Crawford, 2010; Byrne & Henriques, 2013).

Cue reliability refers to the consistency of the representations derived from that cue alone, and is generally inferred from the reproducibility (the inverse of the variance) of the behavioral responses produced when only that cue is available (Battaglia, Jacobs, & Aslin, 2003; Ernst, 2006; Ernst & Banks, 2002; Girshick

* Corresponding author at: CNRS, CerCo, Toulouse, France.

E-mail address: jbdurand@cerco.ups-tlse.fr (J.B. Durand).

& Banks, 2009; Knill, 2007; Knill & Saunders, 2003; Körding et al., 2007; Landy et al., 1995; Young, Landy, & Maloney, 1993). Among the factors affecting the relative reliability (or weight) of allocentric versus egocentric cues, the importance of the temporal delay between targets/landmarks presentation and action execution has been repeatedly emphasized: a greater delay increases the weight allocated to allocentric cues, while decreasing the weight of egocentric cues (Carrozzo et al., 2002; Chen, Byrne, & Crawford, 2011; Hay & Redon, 2006; Obhi & Goodale, 2005; Sheth & Shimojo, 2004; but see Schütz, Henriques, & Fiehler, 2013, for an instance of constant allocentric/egocentric weights across time delays). In their majority, these observations are reminiscent to those reported for actions directed toward targets embedded in illusory visual contexts. Landmarks producing illusory biases in the targets' perceived size or position have been shown to exert a stronger influence on delayed actions than on those initiated during, or immediately after, the presentation of the illusory context (Bridgeman, Peery, & Anand, 1997; Gentilucci et al., 1996; Goodale, Westwood, & Milner, 2004; Hu & Goodale, 2000; Rossetti, 1998).

Other factors influencing the relative weight of allocentric and egocentric cues have been identified, such as the specificities in the task demand (Bridgeman, Peery, & Anand, 1997), the intrinsic stability (Byrne & Crawford, 2010) and predictability (Neely et al., 2008) of the allocentric landmarks, or the age of the subjects (Lemay, Bertram, & Stelmach, 2004b; Lemay & Proteau, 2003).

Surprisingly, another potentially important factor has received little interest: the spatial distance between the visual targets and their surrounding landmarks. Intuitively, it seems reasonable to assume that increasing the targets to landmarks distance should impair the precision to encode targets location relative to the surrounding landmarks. To our knowledge, only Krigolson and colleagues (2007) have addressed this question in a direct manner with a memory guided reaching task in which the landmarks occupied proximal ($\sim 4^\circ$), medial ($\sim 6^\circ$) or distal ($\sim 8^\circ$) locations with respect to the visual targets during the memory encoding phase. They found that although proximal and medial landmarks had a beneficial effect regarding the reliability of the pointing responses (*i.e.* less dispersion in the pointing responses), the distal landmarks had no noticeable influence. This result suggests that allocentric coding is restricted to objects that are relatively close to each other (*i.e.* less than 8° apart in that particular experiment). The idea of a limited spatial range of allocentric coding is reinforced by studies (Diedrichsen et al., 2004; Schmidt, Werner, & Diedrichsen, 2003) showing that even when several landmarks are located within a few degrees apart from a target, only the closest one induces distortions in reaching end-points. An apparently related finding has been recently provided (Fiehler et al., 2014) with pictures of natural scenes in which both the targets and landmarks depicted real world objects. The proximal landmarks were found to influence the pointing responses while the distal ones did not. However, only the proximal landmarks were task-relevant in that previous study so it is unclear whether these proximal landmarks were more efficient because they were closer or because more attention was paid to them. A recent follow-up study from the same group supports this second hypothesis (Klinghammer et al., 2014).

It is important to note that the vast majority of the above-mentioned studies have relied on well controlled but highly artificial setups in which landmarks were isolated point-like objects, simple geometrical shapes or grid-like patterns. Even the last mentioned study (Fiehler et al., 2014) used relatively simple breakfast scenes, with a restricted number of visual objects on a table, and subjects could take as much time as needed to explore those scenes. Thus, the extent to which the accumulated knowledge can be generalized to more complex ecological situations remains largely

unaddressed. For instance, does allocentric coding occur when landmarks are not provided in a neutral surround, or in relatively simple environments but must be extracted from short glimpses to cluttered visual scenes, such as those encountered when walking in crowded city streets? If allocentric coding does occur in more complex ecological conditions, is its spatial range more restricted than with artificial landmarks (Krigolson et al., 2007), and how does it combine with egocentric coding (Byrne & Crawford, 2010)? These questions on the spatial range and combination rules of allocentric coding are addressed in the present study.

We asked human subjects to perform a memory-based laser-pointing task toward previously gazed targets, which were briefly superimposed on background images of cluttered city landscapes. The presentation duration of both the targets and images was 200 ms, which is close to the average fixation time between two successive saccades during the exploration of natural visual scenes (Henderson, 2003; Martinez-Conde, Macknik, & Hubel, 2004; Rayner, 1998). Masks centered on the targets covered variable portions of the images in order to control the distance between the targets and the closest potential landmarks that are extracted from those images. After the memory encoding phase, subjects were required to perform a large saccade (25°) during total occlusion of the background images, which reappeared prior to the pointing response. The images reappeared at the same location but the content was, in some trials, slightly shifted ($\pm 3^\circ$) to the right or to the left side in order to introduce a subliminal conflict between the allocentric and egocentric reference frames. In the main experiment, subjects received the instruction to provide an allocentric-based judgment, *i.e.* to indicate where the fixation target was located within the picture, but they could rely on both allocentric and egocentric cues (either congruent or slightly incongruent) to perform the task. In additional control experiments, they were required to perform the same task in conditions where only the allocentric or egocentric cues were available. Such approach, in which cues are tested both separately and together, has already proven to be useful for inferring the cue combination rules in other contexts (Battaglia, Jacobs, & Aslin, 2003; Ernst, 2006; Ernst & Banks, 2002; Girshick & Banks, 2009; Knill, 2007; Knill & Saunders, 2003; Körding et al., 2007; Landy et al., 1995; Young, Landy, & Maloney, 1993).

The first main finding of the present study is that allocentric coding is functional in complex ecological conditions, *i.e.* when potential landmarks are seen briefly and must be extracted from cluttered visual scenes. This result still holds when the closest potential landmarks are 10° away from the target. The second main finding is that although subjects are required to produce allocentric-based spatial judgments, they rely on both allocentric and egocentric cues. Experimental results are well-captured by a Bayesian model in which the combination of allocentric and egocentric cues is governed both by their respective reliability and by a coupling prior (Bresciani, Dammeier, & Ernst, 2006; Ernst, 2006).

2. Material and methods

2.1. Participants

Ten subjects (6 males and 4 females) performed the experiment. All of them were university students (24.4 ± 4.9 years old) and had normal or corrected to normal vision. They provided written informed consent before participating in the study and received a monetary reward (20 euros) at the end of the experiment. This study was approved by the local ethic committee (CLERIT, n° 2014-06-06-6) based notably on its compliance with the Helsinki Declaration and its newest (2013) amendments.

2.2. Stimuli

115 colored pictures under creative common license and depicting large and crowded city landscapes (i.e. markets, streets, pedestrian paths, etc...) were picked from the web site “flickr®”. Pictures were selected for their high amount of salient objects and had a resolution of at least 2400×1200 pixels (24-bit). These initial pictures were cropped and resampled at 880×600 pixels ($66^\circ \times 45^\circ$) in order to retain only a fraction containing a relatively homogeneous distribution of salient objects (and removing large portions of sky or other poorly informative regions). Another set of 115 pictures was generated by taking the mirror image of each of the cropped and resampled pictures from the original set, producing a total set of 230 pictures. Four exemplars of the pictures obtained after these manipulations are shown in Fig. 1A. Each of these 230 pictures served to generate 3 largely overlapping pictures of 800×600 pixels ($60^\circ \times 45^\circ$), which differed from each other by a horizontal shift of 40 pixels (3°), as shown in Fig. 1B. The central-most picture was used as the reference while the rightward and leftward shifted versions ($\pm 3^\circ$) were used to produce a subliminal shift of the pictures inner elements in the incongruent conditions of the main experiment (cf. Design and procedure).

In the main experiment, the pictures were systematically presented in the same central portion of the screen in order to prevent subjects noticing the shifts. Thus, in the incongruent conditions, although the pictures inner elements were shifted horizontally, their borders were not, inducing a potential conflict between the inner landmarks and the vertical borders location. In order to minimize this conflict, the vertical borders of all the pictures were attenuated by partial transparency with the gray background through alpha compositing. The blending was governed by two vertically elongated Gaussian kernels centered on the pictures vertical borders ($\sigma = 10$ pixels / 0.75°).

2.3. Apparatus

Subjects were comfortably seated in a chair slightly inclined backward, with their head lying on the chair headrest and a laser pointer at hand. They were facing a very large and curved screen subtending $180^\circ \times 55^\circ$ of visual angle at a viewing distance of 128 cm. The room was only illuminated by the screen reflection. Stimuli subtended $60^\circ \times 45^\circ$ and were projected onto the screen by one of three video projectors (NEC NP1250) in order to occupy the central, left or right portion of the screen. The experiment was controlled by the Psychophysics Toolbox extensions version 3.0

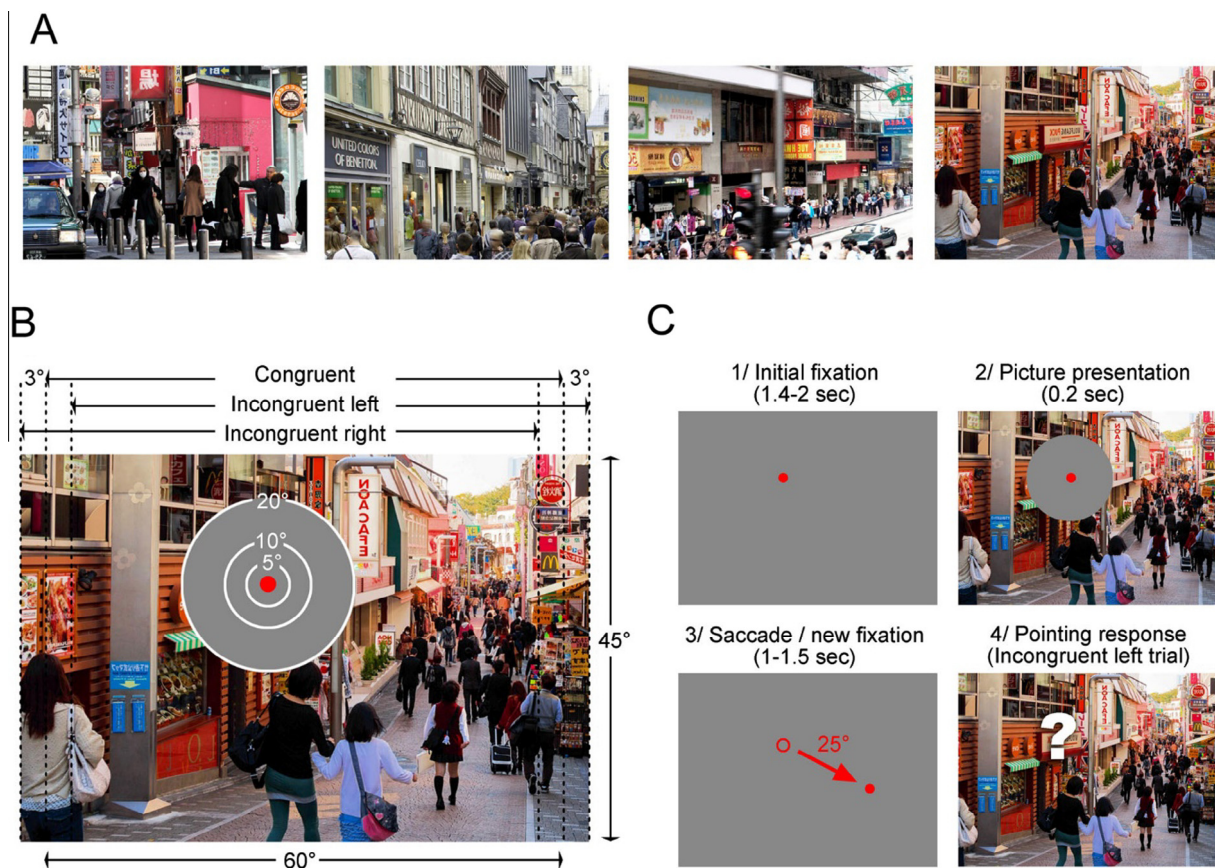


Fig. 1. (A) Exemplar images of cluttered city landscapes used in the present study. (B) Three images of 60° by 45° are created from each of the initial images by slightly shifting the view relative to the congruent image, both 3° left (incongruent left image) and 3° right (incongruent right image). The fixation target, whose location in the congruent image will be held in memory for the pointing response is a red circle (0.5° diameter). Possible mask sizes surrounding the target, i.e. 0° , 5° , 10° or 20° diameter, are illustrated at the same scale. (C) Illustration of the cascade of events constituting a single trial in the main experiment. Subjects start by gazing the fixation target (whose location is to be memorized) after appearance on the screen for a random period between 1.4 and 2 s. Then, the background image and the mask are displayed for 200 ms. The fixation target, image and mask all disappear and a new fixation dot appears 25° away along a random direction. Subjects must saccade to this new location and keep their eyes on it for a random duration between 1 and 1.5 s. Finally, the image reappears on the screen, either the same version (congruent) or a slightly shifted incongruent, version (incongruent left in this particular example). Subjects have to point toward the initial target location within the picture.

(Brainard, 1997; Pelli, 1997) installed on Matlab® R2009 software, running on an Intel Core i5 based computer.

2.4. Design and procedure

2.4.1. Main experiment with both allocentric (visual) and egocentric (oculomotor) spatial cues

Subjects were tested individually in a memory-based laser-pointing task, in presence of the experimenter. The sequence of events constituting a single trial is illustrated in Fig. 1C. At the beginning of each trial, the subjects were asked to fixate a small (0.5° diameter) red dot appearing on the screen. The position of this fixation dot was randomly selected within an imaginary rectangle ($30^\circ \times 15^\circ$) centered on the middle of the screen. The fixation dot was displayed for a random time between 1.4 and 2 s. After that period, the fixation dot disappeared and immediately reappeared 25° away along a randomly selected direction. Subjects were instructed to execute a saccade toward this new location, and to maintain fixation until the disappearance of the fixation dot, which occurred after a random duration between 1 and 1.5 s. The subjects had then to indicate the initial location of the fixation dot by pointing on the screen with a laser pointer. They were asked to keep the pointer at this location until the experimenter, located far behind them, clicked with an optical mouse at the indicated location in order to record the pointing response. One of the 230 pictures was displayed on the screen during both the initial fixation and the pointing period. During the initial fixation, the picture was presented briefly, for 200 ms, just before the saccade occurs. A mask, whose diameter was randomly selected among four possible values (0° , 5° , 10° and 20°), surrounded the fixation dot, occluding a variable portion of the picture around the center of gaze (Fig. 1B). Because the mask was always centered on the target (the fixation dot), its size determined the target's distance from the closest potential landmarks within the pictures (0° , 2.5° , 5° and 10°) independently of possible fluctuations in fixation quality between trials. Importantly, even the biggest masks (20° diameter) covered only 12% of the total pictures area, insuring that dozens of potential landmarks were still available in those conditions (as can be appreciated in Fig. 1B). This point was important in order to insure that any decline in allocentric coding with increasing mask size is more likely caused by the targets-landmarks minimal distance rather than by a rarefaction of available landmarks. During the pointing period, the picture was always displayed without a mask and remained on the screen until the end of the trial. As the same picture was displayed during the initial fixation and the pointing period, subjects could rely on different sources of information for pointing: (a) *allocentric (visual) information*, specifying the location of the fixation dot within the picture, and (b) *egocentric (oculomotor) information*, specifying the location of the fixation dot with respect to the self and independently of the picture. Importantly, however, subjects received the instruction to indicate where the fixation target was located within the picture, which corresponds to an allocentric-based spatial judgment. To assess the respective contribution of allocentric and egocentric cues in that localization task, another crucial manipulation was introduced. Although all the pictures displayed during the initial fixation and pointing periods occupied exactly the same central portion of the screen, a perfect spatial overlap of the within-picture elements was preserved in only 1/3 of the trials (congruent conditions). In the remaining 2/3 of the trials, the picture displayed during the pointing period contained a slightly shifted view relative to that displayed initially (Fig. 1B), either 3° to the left (1/3) or 3° to the right (1/3), introducing a subliminal conflict between the locations specified by the allocentric and egocentric cues (incongruent conditions; cf. section “Stimuli”). Congruent and incongruent trials were randomly interleaved. In

this main experiment, each subject completed 348 trials, divided into 4 blocks, for a total duration of about 1 h. At the end of the experiment, subjects were asked to report whether they had noticed some displacements of the pictures between the initial fixation and pointing periods. None of them reported having detected such displacements, which is consistent with previous studies on visual memory (Hollingworth, 2006) and change blindness (Henderson & Hollingworth, 2003).

2.4.2. Control experiments with either allocentric or egocentric cues

In order to understand how allocentric and egocentric cues interact with each other, it is necessary to assess how each type of cue respectively contributes to the localization task. To that end, subjects underwent two additional control experiments in which they could only rely on the allocentric or egocentric cues. In the “*allocentric control*”, the task was identical to that of the main experiment except that pictures were displayed either in the left or right portion of the screen during the pointing period. In such a case, the conflict between allocentric and egocentric cues was easily monitored ($\pm 60^\circ$ shift), and subjects were instructed to estimate the location of the initial fixation dot with respect to the picture only. This “*allocentric control*” included 272 trials (68 trials per mask size), divided in 4 blocks, and lasted about 50 min. In the second control experiment, i.e. the “*egocentric control*”, the task was also similar, to that of the first experiment except that pictures were not displayed during the initial fixation period. Random pictures were shown during the pointing period, but did not contain any relevant information for the task, forcing the subjects to rely exclusively on oculomotor cues. The “*egocentric control*” included 68 trials and lasted about 10 min.

2.5. Data analyses

Pointing responses, collected by the experimenter with an infrared mouse, were first converted from screen pixel coordinates to degrees of visual angle with respect to the initial fixation dot location (i.e. the location to memorize). We focused our analyses on the horizontal coordinates of the pointing responses since picture shifts occurred along that dimension in the incongruent trials of the main experiment.

2.5.1. Outliers

Outlier trials were identified for each subject and each experimental condition of the main and control experiments by computing the 25th percentile (Q1), 75th percentile (Q3) and inter-quartile range (IQR) of the horizontal pointing response distributions. Pointing responses below $Q1 - 1.5 \times IQR$ or above $Q3 + 1.5 \times IQR$ were considered as outliers and discarded (representing 4.3% of the overall number of trials). All the analyses described below were also performed with a more permissive criterion ($3 \times IQR$ instead of $1.5 \times IQR$; leading to <1% of outlier trials) in order to insure that our conclusions were not critically affected by the exclusion criterion.

2.5.2. Mean and standard deviation of pointing responses distributions

For each subject and each experimental condition, the mean and standard deviation of the pointing response distributions were computed. Mean pointing responses can reveal the existence of a systematic cognitive or motor bias when allocentric (visual) and egocentric (oculomotor) cues provide congruent spatial information, but also biases in favor of one or the other type of cue when they specify distinct locations (*incongruent conditions*). The standard deviations reflect the reliability of the localization/memorization processes, in terms of trial-to-trial reproducibility, and thus the noise associated to the allocentric and/or egocentric cues.

2.5.3. Allocentric and egocentric weights

The relative weights allocated to the allocentric ($\omega_{allocentric}$) and egocentric ($\omega_{egocentric}$) cues were determined by using the differences in mean pointing locations ($\Delta_{pointing}$) between the *incongruent left* and *incongruent right* conditions. Since these two conditions differed in terms of spatial locations specified by the allocentric cues ($\Delta_{allocentric} = 6^\circ$), but not the egocentric cues ($\Delta_{egocentric} = 0^\circ$), the relative weights were computed as follow:

$$\omega_{allocentric} = \Delta_{pointing} / \Delta_{allocentric} \quad (1)$$

$$\omega_{egocentric} = (\Delta_{allocentric} - \Delta_{pointing}) / \Delta_{allocentric} = 1 - \omega_{allocentric}. \quad (2)$$

Thus, a difference in mean pointing responses matching the difference in locations specified by the allocentric cues ($\Delta_{pointing} = 6^\circ$) would indicate that pointing responses are based solely on allocentric cues ($\omega_{allocentric} = 1$ and $\omega_{egocentric} = 0$). Conversely, no difference in mean pointing responses between these conditions ($\Delta_{pointing} = 0^\circ$) would reveal that allocentric cues are not used for the task ($\omega_{allocentric} = 0$ and $\omega_{egocentric} = 1$). Intermediate differences in mean pointing responses (e.g. $\Delta_{pointing} = 3^\circ$) would show that subjects rely on both allocentric and egocentric cues (e.g. $\omega_{allocentric} = 0.5$ and $\omega_{egocentric} = 0.5$).

2.6. Modeling

Besides studying the spatial range of allocentric coding in more ecological conditions, another aim of the present experiment was to gain some insight about the way allocentric and egocentric cues interact with each other. Since subjects received the instruction to provide an allocentric-based judgment, *i.e.* to indicate where the fixation targets were located within the pictures, at least three alternatives must be considered. First, the allocentric cues might be used alone and the egocentric cues simply ignored (no combination). Second, the egocentric and allocentric cues might be combined automatically for improving the localization process (full combination). A third alternative might be that although the allocentric and egocentric cues remain segregated, they nevertheless exert an influence on each other (partial combination). In order to consider these different alternatives, the cues combination was modeled using a Bayesian framework containing a “coupling prior” (Bresciani, Dammeier, & Ernst, 2006; Ernst, 2006).

Like in most previous studies on cue combination, we assume that the sensory evidences derived from the allocentric and egocentric cues (x_{allo} and x_{ego}) are independent of each other and adequately described by Gaussian functions whose means, S_{allo} and S_{ego} , reflect the locations specified by these cues, and whose standard deviations, σ_{allo} and σ_{ego} , indicate their respective sensory noise. These sensory evidences form the *likelihood* function (Fig. 2, upper row) which can be defined mathematically as follow:

$$p(x_{allo}|S_{allo})p(x_{ego}|S_{ego}) \propto N(S_{allo}; x_{allo}, \sigma_{allo})N(S_{ego}; x_{ego}, \sigma_{ego}),$$

where $N(i; \mu, \sigma)$ is the value of the normal distribution with mean μ and standard deviation σ evaluated at i .

Following the proposal of Ernst and collaborators (Bresciani, Dammeier, & Ernst, 2006; Ernst, 2006), the “coupling prior” reflects the previously acquired knowledge about the relevance of integrating the allocentric and egocentric cues (*i.e.* their probable correspondence). This coupling prior takes the form of a Gaussian function elongated along the identity diagonal ($S_{allo} = S_{ego}$) with a standard deviation $\sigma_{coupling}$ (Fig. 2, middle row):

$$p(S_{allo}, S_{ego}) \propto N(S_{ego}; S_{allo}, \sigma_{coupling}).$$

The combination strength of the allocentric and egocentric cues is thus solely determined by the parameter $\sigma_{coupling}$, and it can go from “full combination” when $\sigma_{coupling} \rightarrow 0$ (Fig. 2, leftmost

column) to “no combination” when $\sigma_{coupling} \rightarrow \infty$ (rightmost column), passing through partial combination regimes for intermediate values (central column).

In this Bayesian framework, the final location estimate (revealed by the pointing responses) is obtained by reading out the maximum of a posterior distribution (Fig. 2, bottom row), which is formed by integrating both *likelihood* and *prior* functions according to the Bayes' rule:

$$p(S_{allo}, S_{ego}|x_{allo}, x_{ego}) \propto p(x_{allo}|S_{allo})p(x_{ego}|S_{ego})p(S_{allo}, S_{ego})$$

The inspection of Fig. 2 (bottom row) clearly shows that distinct pointing responses are expected depending on the combination regime dictated by the coupling prior. The next step is thus to formalize the model predictions in order to compare them to the empirical pointing response distributions.

For this formalization, we strictly followed that proposed by Körding et al. (2007; Supplementary material), with the idea of deriving the *allocentric* posterior distribution through integration along the egocentric dimension, as follows:

$$\begin{aligned} p(S_{allo}|x_{allo}, x_{ego}) &\propto p(x_{allo}|S_{allo}) \int p(x_{ego}|S_{ego})p(S_{allo}, S_{ego})dS_{ego} \\ &\propto N(S_{allo}; x_{allo}, \sigma_{allo}) \int N(S_{ego}; x_{ego}, \sigma_{ego})N(S_{ego}; S_{allo}, \sigma_{coupling})dS_{ego} \\ &\propto N(S_{allo}; x_{allo}, \sigma_{allo})N\left(S_{allo}; x_{ego}, \sqrt{\sigma_{ego}^2 + \sigma_{coupling}^2}\right) \\ &\propto N\left(S_{allo}; \frac{x_{allo}\sigma_{allo}^2 + x_{ego}(\sigma_{ego}^2 + \sigma_{coupling}^2)^{-1}}{\sigma_{allo}^2 + (\sigma_{ego}^2 + \sigma_{coupling}^2)^{-1}}, \frac{1}{\sigma_{allo}^2 + (\sigma_{ego}^2 + \sigma_{coupling}^2)^{-1}}\right). \end{aligned}$$

Since the posterior distribution is a pure Gaussian function, it can be identified with the response distribution (Körding et al., 2007), leading to:

$$p(S_{allo}|x_{allo}, x_{ego}) \propto p(\hat{S}_{allo}|S_{allo}, S_{ego})$$

This allows deriving quantitative predictions for the means and standard deviations of the pointing responses distributions, which are given by the following formulas:

$$\bar{X}_{p(\hat{S}_{allo}|S_{allo}, S_{ego})} = \frac{S_{allo}\sigma_{allo}^2 + S_{ego}(\sigma_{ego}^2 + \sigma_{coupling}^2)^{-1}}{\sigma_{allo}^2 + (\sigma_{ego}^2 + \sigma_{coupling}^2)^{-1}} \quad (3)$$

$$\sigma_{p(\hat{S}_{allo}|S_{allo}, S_{ego})} = \frac{1}{\sqrt{\sigma_{allo}^2 + (\sigma_{ego}^2 + \sigma_{coupling}^2)^{-1}}}. \quad (4)$$

Since S_{allo} and S_{ego} are set experimentally and σ_{allo} and σ_{ego} are empirical measures (*i.e.* the standard deviations of the pointing responses in the allocentric and egocentric control experiments), it follows that the only free parameter in the present model is the coupling prior $\sigma_{coupling}$.

In the present study, Eq. (3) was used to generate predictions for the mean pointing responses in the incongruent left and incongruent right conditions. Their difference corresponds to $\Delta_{pointing}$, as illustrated in Fig. 2 (central panel of the bottom row), from which we computed the predicted allocentric weights based on Eq. (1). The value of the $\sigma_{coupling}$ parameter minimizing the difference between the model predictions and the measured allocentric weights over the 4 different targets-landmarks distances was determined by data fitting, using a least-square procedure. In a second step, those $\sigma_{coupling}$ values were used to generate predictions regarding the dispersions (standard deviations) of the pointing responses by using Eq. (4). These predicted dispersions were compared to those actually measured in the main experiment. Note that in this last procedure, predictions were derived from a fully constrained Bayesian model (no free parameter). For both the relative allocentric/egocentric weights and the responses dispersions, the model predictions were compared to those derived from two special cases of cue combination: (1) the full combination case,

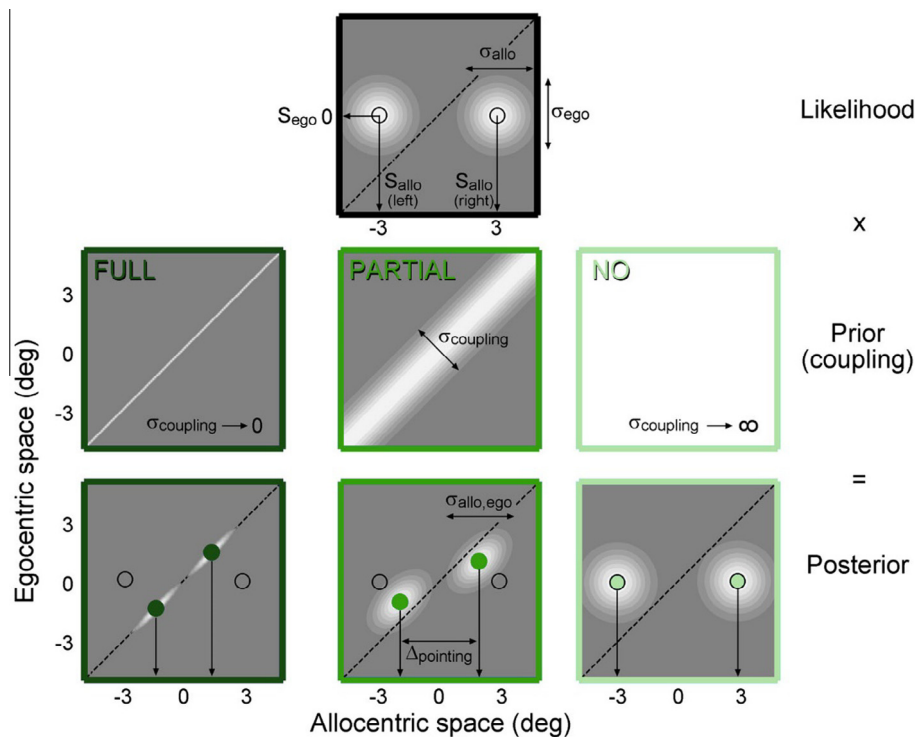


Fig. 2. Bayesian model of cue integration with a “coupling prior”. In this model, the most probable pointing location corresponds to the maximum of the posterior distribution (bottom row) which is built by combining sensory (allocentric and egocentric) evidences (likelihood function; top row) with prior knowledge regarding their probable correspondence (coupling prior; middle row). The width of the coupling prior (σ_{coupling}) determines the strength of the coupling, going from full combination for σ_{coupling} tending toward 0 (maximum likelihood estimate; leftmost column) to no combination for σ_{coupling} tending toward infinity (single cue estimate; rightmost column).

or maximum likelihood estimate ($\sigma_{\text{coupling}} \rightarrow 0$), and (2) the no combination case, or single cue estimate ($\sigma_{\text{coupling}} \rightarrow \infty$).

2.7. Statistics

Parametric tests were used to assess the significance of our results, with a significance level set at $p < 0.05$ after Bonferroni correction for multiple comparisons. For the modeling, the goodness of fit was assessed by computing the coefficients of determination, $r^2 = 1 - SS_{\text{residual}}/SS_{\text{total}}$ (SS_{residual} : residual sum of squares between the observed and predicted values; SS_{total} : total sum of squares between the observed values and their overall mean). Coefficients of determination can be interpreted in terms of fractions of the total variance explained by a model, and are thus generally comprised between 0 and 1. Negative coefficients of determination can nevertheless occur when a model describes the data less well than a model assuming no difference between the observed values across conditions. All the analyses were performed with Matlab® R2009 software and the Statistical toolbox®.

3. Results

3.1. Allocentric coding as a function of targets-landmarks distance

The first objective of the present study was to assess whether allocentric coding can be used when landmarks have to be extracted from brief presentations of complex visual scenes, and how is this coding impacted by the distance between those landmarks and the visual targets. To that end, we used a memory-based pointing task (Fig. 1) in which subjects had to point toward the location of a previously gazed fixation target embedded, for a brief instant (200 ms), within images of complex visual scenes (city

landscapes). Masks covered variable portions (0° , 5° , 10° or 20° in diameter) of the images surrounding the fixation targets in order to control the distance of the closest potential landmarks within those images (0° , 2.5° , 5° or 10° , respectively). Pointing responses were performed after a large saccade (25°) and the reappearance of the background images either with exactly the same spatial configuration (*congruent*) or with a 3° shift to the left (*incongruent left*) or to the right (*incongruent right*) of the inner images elements (and thus of the potential landmarks). Importantly, subjects debriefing after the main experiment confirmed that none of them perceived the shifts in the incongruent conditions.

Fig. 3A shows the pointing responses recorded in the main experiment for 3 representative subjects (lines) as a function of mask diameter (columns). Responses for the *congruent*, *incongruent left* and *incongruent right* conditions are given by the white circles, pale leftward triangles and dark rightward triangles, respectively. Individual responses and their overall means are signaled by small and large symbols respectively.

It can be seen that, with increasing distance between the targets and the closest potential landmarks (from left/yellow to right/red), the pointing responses for the *incongruent left* and *incongruent right* conditions tend to get closer to those measured in the *congruent* condition. The *congruent* and *incongruent* conditions differ regarding the locations specified by the allocentric cues (0° versus $\pm 3^\circ$), not those specified by the egocentric cues (0° in both cases). Thus, the progressive convergence of pointing locations toward 0° indicates that the allocentric cues become progressively less influential (and the egocentric cues more influential) as the targets-landmarks distance increases.

Mean pointing responses for the 10 individual subjects and for the group are shown in Fig. 3B, with similar conventions as those used in Fig. 3A. The convergence of pointing responses toward 0° with increasing targets-landmarks distance is clearly observed

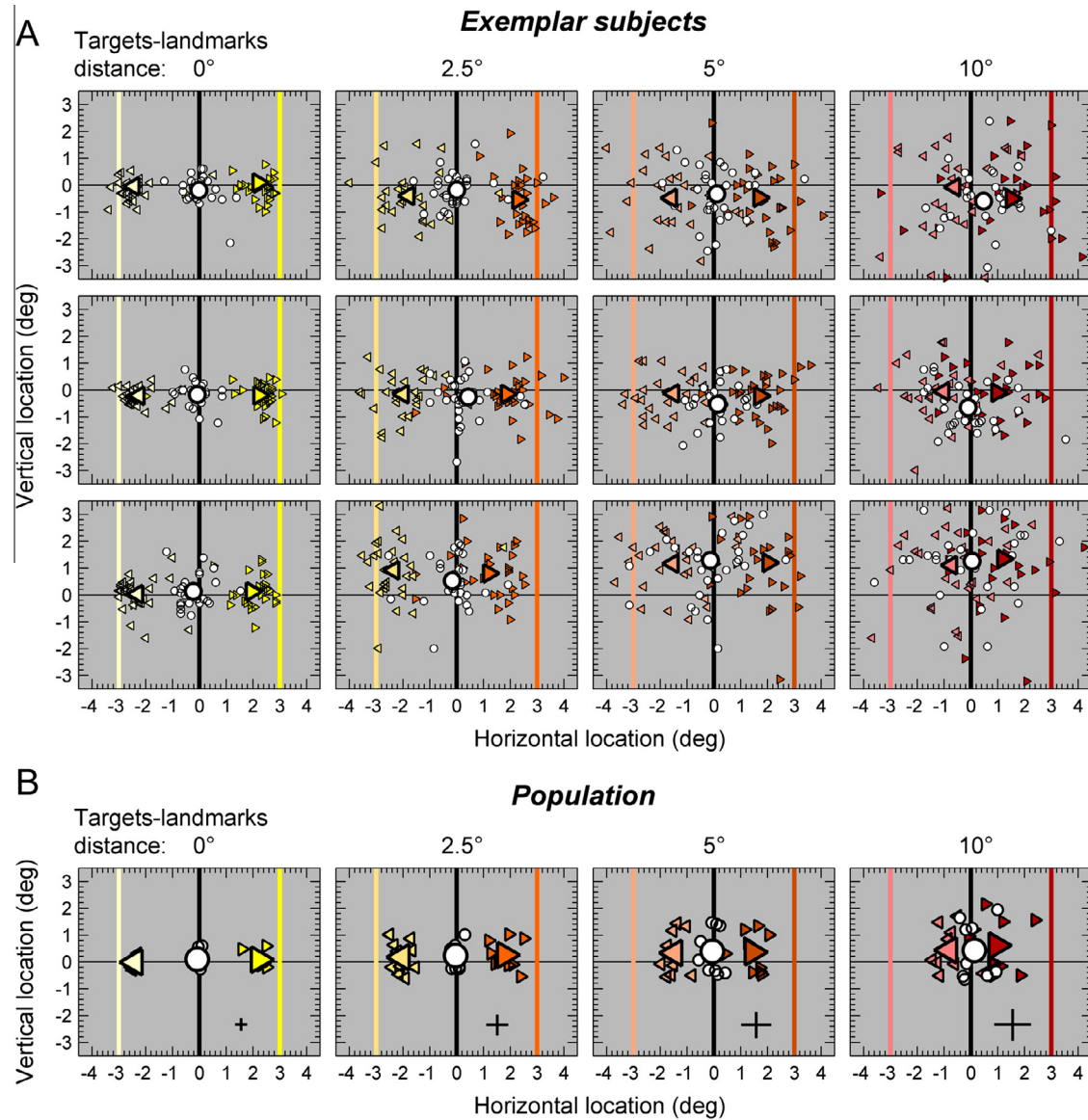


Fig. 3. (A) Pointing responses for 3 exemplar subjects (rows) as a function of the distance between the targets and the closest potential landmarks (columns). In each plot, the horizontal/vertical pointing directions are represented for the 3 conditions of the main experiment: congruent allocentric and egocentric cues (white circles), incongruent left: with allocentric cues shifted by -3° (pale leftward triangles) and incongruent right: with allocentric cues shifted by $+3^\circ$ (dark rightward triangles). The shifts are indicated by vertical lines with the same color code. Small symbols show individual responses and large symbols represent their mean. (B) Same representation as (A) for the mean responses of each of the 10 subjects (small symbols) and their overall mean (large symbols). Black crosses indicate the mean dispersion of the pointing responses along the horizontal and vertical dimensions.

for all subjects. Nevertheless, it can be seen that this convergence is only partial. Even with the largest targets-landmarks distances (5° and 10°), the distributions of mean pointing responses across subjects for the *incongruent left*, *congruent* and *incongruent right* conditions show only a weak overlap: $-1.47^\circ \pm 0.35^\circ$, $-0.06^\circ \pm 0.31^\circ$, $1.46^\circ \pm 0.45^\circ$ respectively for a distance of 5° and $-0.81^\circ \pm 0.54^\circ$, $0.12^\circ \pm 0.52^\circ$, $0.96^\circ \pm 0.74^\circ$, respectively for a distance of 10° (mean \pm standard deviation). This point is important because it suggests that allocentric coding is effective over the whole range of targets-landmarks distances tested in the present study.

The extent to which allocentric cues influence the pointing responses was quantified by computing the relative weights of the allocentric and egocentric cues ($\omega_{\text{allocentric}}$ and $\omega_{\text{egocentric}}$), following the formulas (1) and (2) provided in the Section 2. Briefly, the two weights sum to 1 and the larger the relative weight allocated to one cue, the more the influence this cue exerts on the

measured pointing responses. Concentrating on the allocentric weight, $\omega_{\text{allocentric}} = 1$ means that pointing responses fully follow the subliminal shifts ($\pm 3^\circ$) introduced in the background images during the incongruent conditions and, conversely, $\omega_{\text{allocentric}} = 0$ indicates that the mean pointing responses are not affected by the images shifts. Fig. 4A shows the relative allocentric weights as a function of mask size for the 10 individual subjects (profiles with circular symbols) as well as for the group (colored bar plot). The dark gray regions in the bar plot indicate the relative weight allocated to egocentric cues. It clearly appears that the weights of the allocentric cues decrease gradually as the distance of the closest potential landmarks increases: 0.77 ± 0.05 , 0.64 ± 0.09 , 0.48 ± 0.09 and 0.29 ± 0.14 for targets-landmarks distance of 0° , 2.5° , 5° and 10° , respectively (mean \pm standard deviation). However, allocentric weights remain significantly higher than 0 over the whole range of tested targets-landmarks distances (t -test

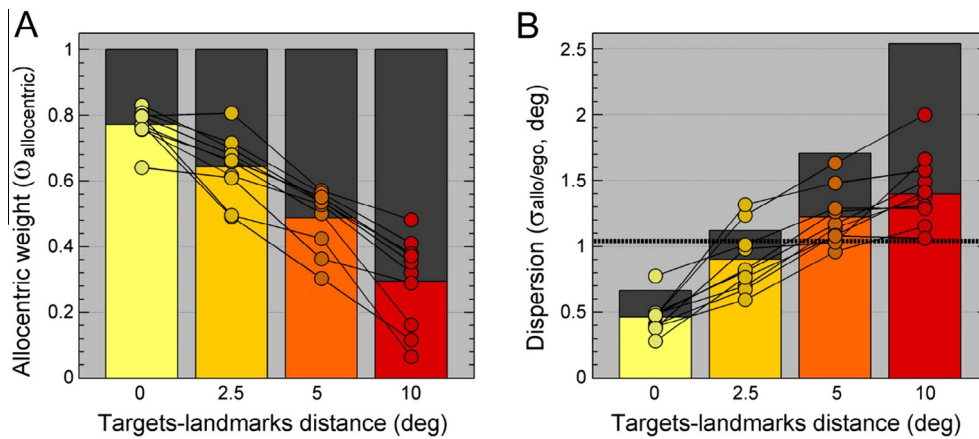


Fig. 4. (A) Relative weights of the allocentric cues as a function of the targets-landmarks distance, both for the population (colored bar plot) and for each individual subject (line plots with circular symbols). Related egocentric weights are shown in dark gray in the population bar plot. Allocentric weights are computed as the ratio of the distance between the mean horizontal pointing responses obtained in the incongruent left and incongruent right conditions ($\Delta_{pointing}$) against the actual distance in location specified by allocentric cues between these 2 conditions ($\Delta_{allocentric} = 6^\circ$). (B) Dispersion (standard deviation) of the pointing responses in the main experiment ($\sigma_{allo/ego}$) as a function of the targets-landmarks distance, both for the population and the individual subject, with the same conventions than in (A). Dark bars indicate the related dispersions as a function of targets-landmarks distance in the allocentric only control experiment (σ_{allo}), while the horizontal dashed line indicates the dispersion measured in the egocentric only control experiment (σ_{ego}).

with Bonferroni corrected p values; distance of 0° : $t_{9,1} = 46.9$, $p < 10^{-11}$; distance of 2.5° : $t_{9,1} = 21.1$, $p < 10^{-8}$; distance of 5° : $t_{9,1} = 16.68$, $p < 10^{-7}$; distance of 10° : $t_{9,1} = 6.82$, $p < 10^{-4}$, confirming that allocentric coding can occur after brief exposures (200 ms) to complex visual scenes, even when the closest potential landmarks are located 10° away from the visual targets.

Another important aspect of the data, easily observable in Fig. 3A, is that the dispersion of the pointing responses increases with increasing targets-landmarks distance. Dispersion profiles were obtained by averaging the standard deviations of the pointing responses obtained in the congruent, incongruent left and incongruent right conditions of the main experiment. These profiles of $\sigma_{allo/ego}$ are shown in Fig. 4B for the 10 individual subjects (profiles with circular symbols) and for the group (colored bar plot). The same procedure was repeated for the allocentric only control in order to obtain dispersion profiles of σ_{allo} (dark gray bars in Fig. 4B). Mean (\pm standard deviation) for $\sigma_{allo/ego}$ and σ_{allo} across the 4 targets-landmarks distances were, respectively, $0.46^\circ \pm 0.13^\circ$, $0.90^\circ \pm 0.26^\circ$, $1.22^\circ \pm 0.23^\circ$, $1.40^\circ \pm 0.27^\circ$ and $0.66^\circ \pm 0.28^\circ$, $1.12^\circ \pm 0.25^\circ$, $1.71^\circ \pm 0.28^\circ$, $2.54^\circ \pm 0.47^\circ$. The dispersion measured in the egocentric only control, σ_{ego} , is also indicated in Fig. 4B by the horizontal dashed line ($1.03^\circ \pm 0.22^\circ$). Thus the dispersion profile obtained in the main experiment lies systematically below that of the allocentric control (i.e. $\sigma_{allo/ego} < \sigma_{allo}$) but only half of it is also below the dispersion measured in the egocentric only control (i.e. $\sigma_{allo/ego} < \sigma_{ego}$ for distances of 0° and 2.5° but $\sigma_{allo/ego} > \sigma_{ego}$ for distances of 5° and 10°).

At that point, it is important to consider that the influence of the egocentric cues might be confounded by that of the allocentric cues that are not shifted in the incongruent conditions: the objects in the room, the borders of the screen and of the pictures. The debriefing with the subjects confirmed that the weak illumination of the room (only illuminated by the video-projector) and the wide area covered by the stimulation screen ($180^\circ \times 55^\circ$) prevented the possibility of seeing distant objects or to rely on the screen borders. Thus, the pictures' vertical borders are the only external landmarks that could conflict with the horizontal shift of the within pictures landmarks in the incongruent conditions. To minimize their potential influence *a priori*, those borders were attenuated through alpha transparency (see Section 2). To assess their influence *a posteriori*, a control analysis was carried out by splitting the trials in 2 sets according to the targets distance from the closest pictures' vertical

border. Trials in which the targets were the closest to the vertical borders (mean distance \pm standard deviation: $17.5^\circ \pm 1.9^\circ$) and those that were the farthest ($24.0^\circ \pm 2.5^\circ$) were indistinguishable in term of both allocentric weight profiles and dispersion profiles (Supplementary Fig. 1). This indicates that the remoteness of the closest borders ($>15^\circ$), together with their transparency attenuation, prevented a significant contribution of these external landmarks in the pointing task.

These results indicate that in the present experimental conditions, the spatial representations derived from both allocentric and egocentric cues are more reliable than those derived from allocentric cues alone, but not necessarily more reliable than those built from egocentric cues alone. Although this last result might at first appear counterintuitive, the next section will show that a simple Bayesian model can capture all the aspects of the results described in this section.

3.2. Modeling the combination of allocentric and egocentric cues

A second objective of the present study was to gain some insights regarding how allocentric and egocentric cues are combined during this memory-based pointing task. The fact that the pointing responses fall somewhere between the locations specified by allocentric and egocentric cues in the incongruent conditions indicates that subjects actually rely on spatial representations that combine both types of cues. Moreover, the decreasing influence of allocentric cues with increasing targets-landmarks distance is concomitant with a progressive loss of reliability of the allocentric cues (dark gray bars in Fig. 4B). This last observation suggests that the combination of allocentric and egocentric cues is at least partially driven by the respective reliability of these two types of cues.

Statistically-optimal cue combination (in term of reliability of the final estimate) implies that the weights allocated to the different cues are proportional to their respective reliability (more weight is attributed to the more reliable cues). This kind of optimal cue combination, known as maximum-likelihood estimate (MLE), has been evidenced in many instances of sensory cue combinations (Ernst & Banks, 2002; Hillis et al., 2004; Knill & Saunders, 2003; Lovell, Bloj, & Harris, 2012), but recent studies suggests that it may not necessarily hold for the combination of egocentric and allocentric cues (Byrne & Crawford, 2010; Byrne & Henriques, 2013). In the present study, we adopted the Bayesian framework

proposed by Ernst and collaborators (Bresciani, Dammeier, & Ernst, 2006; Ernst, 2006) to address this question.

This model described in the Section 2 and illustrated in Fig. 2, is attractive because it invokes a simple “coupling prior” whose value determines the combination regime of the allocentric and egocentric cues. In the case of a strong coupling prior ($\sigma_{\text{coupling}} \rightarrow 0$), the model boils down to the classical MLE model (full combination; Fig. 2, leftmost column). However, a weaker coupling prior allows the cues to remain partially segregated: one can rely dominantly on one of the cues, although the other will nevertheless exert an influence (partial combination; Fig. 2, central column). In the case of an increasingly weak coupling prior ($\sigma_{\text{coupling}} \rightarrow \infty$), the model then describes a complete segregation of the cues that exert no influence on each other (no combination; Fig. 2, rightmost column). Since subjects received the instruction to provide an allocentric-based judgment (*i.e.* to indicate where the fixation target was located within the picture), they might have relied on a statistically-optimal strategy (full combination), or dominantly on the allocentric cues with either an influence (partial combination) or no influence of the (non-dominant) egocentric cues.

Model fitting was achieved by statistical adjustment of this coupling prior (σ_{coupling}) in order to minimize the difference between the measured and predicted allocentric weight profiles across the four different mask sizes. Additionally, results of the statistical adjustment were compared to those obtained when forcing the model toward a full combination ($\sigma_{\text{coupling}} \rightarrow 0$) or a no combination regime ($\sigma_{\text{coupling}} \rightarrow \infty$). The same procedure was applied to the group and to each subject individually.

Fig. 5A shows the results of this procedure for the group of subjects. The allocentric weights profile ($w_{\text{allocentric}}$) as a function of targets-landmarks distance is given by square symbols. Importantly, neither the single cue estimate (no combination model; pale green curve) nor the maximum likelihood estimate (full combination model; dark green curve) can adequately account for the allocentric weights profile (coefficients of determination: $r^2_{\text{no combination}} < 0$; $r^2_{\text{full combination}} = 0.15$). However, introducing a single free parameter in the model, the coupling prior (σ_{coupling}), is sufficient to satisfactorily describe this profile (medium green curve). Data fitting leads to a σ_{coupling} value of 1.16° for the group and the coefficient of determination indicates that the model account for 94% of the visual gain variance as a function of mask size ($r^2_{\text{partial combination}} = 0.94$). The same procedure was repeated for each of the 10 individual subjects with largely similar results ($r^2_{\text{full combination}} < 0$; $r^2_{\text{no combination}} < 0$; $r^2_{\text{partial combination}} = 0.75 \pm 0.23$; $\sigma_{\text{coupling}} = 1.18^\circ \pm 0.58^\circ$; mean \pm standard deviation). Results for 3 representative subjects are shown in Fig. 5B (the same subjects as those shown in Fig. 3A). Their respective fitted values for σ_{coupling} were 1.32° , 2.00° and 1.40° .

In a second step, the σ_{coupling} values obtained by data fitting on the allocentric weights were used to generate predictions about the dispersion of the pointing responses when both allocentric and egocentric cues are available ($\sigma_{\text{allo/ego}}$). Note that this time, the model is fully constrained and does not contain any free parameter. The results of this procedure are shown in Fig. 5C for the group and Fig. 5D for the same individual subjects as in Fig. 5B. It can be seen that the coupling priors obtained by fitting the measured versus predicted allocentric weights allow describing fairly well the reliability of the pointing responses across the different targets-landmarks, both at the group level ($r^2_{\text{partial combination}} = 0.93$) and at the level of individual subjects ($r^2_{\text{partial combination}} = 0.65 \pm 0.26$; mean \pm standard deviation). By contrast, neither the full combination model nor the no combination model can adequately explain these dispersion profiles (negative coefficient of determinations in both cases). Importantly, dispersion measures are highly sensitive to the criterion used for

detecting and excluding outlier trials. The results described above were obtained after applying a 1.5 IQR rule (see Section 2). This rule is commonly used and resulted in excluding about 4% of the total number of trials. To insure that our conclusions did not critically depended on this criterion, all the analyses were repeated after applying a more permissive criterion (3 IQR) with which only 1% of the trials were excluded. The results, shown in Supplementary Fig. 2, indicate that although the estimated dispersions are higher with such criterion, both the dispersion profiles and the allocentric weight profiles keep very similar shapes and are still nicely captured by a Bayesian model with a coupling prior.

Altogether, the results on the relative allocentric weights and on the reliability of the combined estimates, strongly suggest that allocentric and egocentric cues are only *partially* combined for estimating the location of a previously gazed object within the surrounding visual scene.

4. Discussion

In the present study, we investigated the impact of the distance between gazed targets and the surrounding landmarks on the ability to form allocentric representations of the targets' locations (*i.e.* their locations with respect to the landmarks). To our knowledge, only one previous study (Krigolson et al., 2007) addressed a similar question, and it reported that allocentric coding might have a restricted spatial range: landmarks were found to exert a beneficial influence on the accuracy of the pointing responses when located up to 6° away from the targets, but this influence disappeared at a distance of 8° . One of our objectives was to evaluate whether this finding holds in more ecological conditions: when landmarks are not point-light objects presented for several seconds within an otherwise neutral background (Krigolson et al., 2007) but must instead be extracted from structured visual scenes within the average time of a stable fixation between two successive saccades, which is about 200 ms (Henderson, 2003; Martinez-Conde, Macknik, & Hubel, 2004; Rayner, 1998).

In line with the idea of offering more ecological conditions, we favored an immersive design with a wide screen and a large working space ($180^\circ \times 55^\circ$). Therefore, we could not accurately monitor eye movements over such space. However, subjects confirmed during their debriefing that they followed the task instructions without any difficulty and the low inter-subject variability in our data advocates that they behaved essentially in the same way, which likely reflects those instructions. It is important to stress out that possible imprecision in fixation during some trials was not a critical issue here. First, trials randomization combined to the brief presentation of pictures make it unlikely that fixation quality differs across mask conditions. Second, in any given trial, the distance of the target from the closest potential landmarks depends only on the mask size, and not on the actual gaze position at the time of the picture presentation.

In the present study, subjects had to extract landmarks from cluttered city landscapes under strong temporal constraints. These experimental conditions are *a priori* less favorable to the expression of an allocentric coding than those employed by Krigolson and colleagues (2007), since subjects were exposed to isolated landmarks for several seconds. They are also less favorable than those employed by Fiehler and colleagues (2014), since subjects had as much time as they wanted to explore simple breakfast scenes. However, we found evidences for an allocentric coding in all our subjects, even when the closest potential landmarks were 10° away from the targets. Note that this 10° distance represents a minimal estimate of the allocentric spatial range since one cannot exclude that more distant landmarks within the pictures were also involved in the allocentric coding. Eye movements recording during the pointing period might help addressing this issue in a

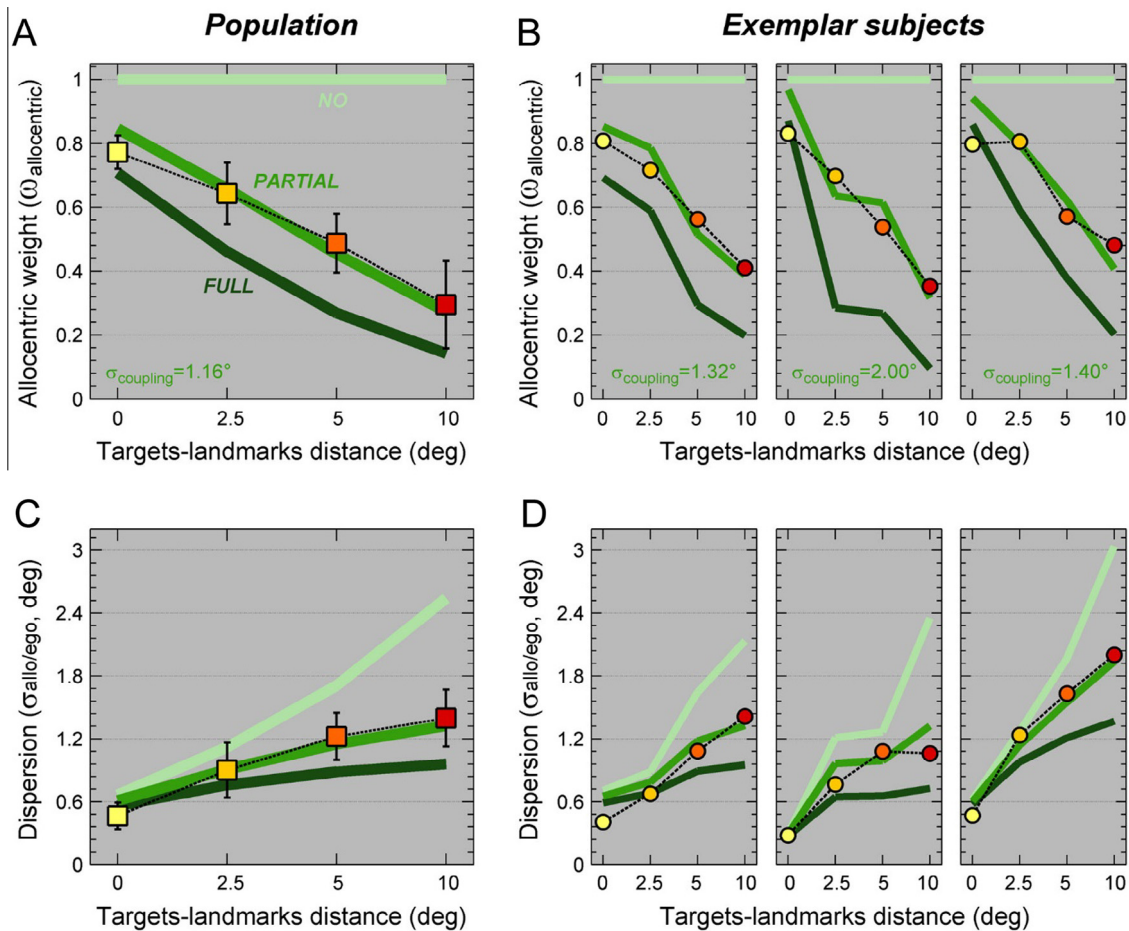


Fig. 5. (A) Mean allocentric weights profile (\pm standard deviation) across the 10 subjects (square symbols) and predictions derived from the Bayesian model for cases of full combination (FULL; dark green), no combination (NO; pale green) or partial combination (PARTIAL; medium green). Prediction for the case of partial combination was obtained by finding the value of the coupling prior (σ_{coupling}) that minimizes the residual sum of square between the model predictions and the experimental data. (B) Same as (A) for the 3 exemplar subjects shown in Fig. 3. (C) Mean dispersions profile (\pm standard deviation) across the 10 subjects and predictions derived from the Bayesian model for cases of full, no or partial combination (same color code). Here, the predictions for the partial combination model are derived from the value of σ_{coupling} obtained by fitting the allocentric weights profile (fully constrained model). (D) Same as (C) for the 3 exemplar subjects.

future study. It may be tempting to interpret this wide spatial range, compared to that previously reported (Krigolson et al., 2007), as evidence that the visual system has developed special skills for working under the constraints that it faces in natural viewing conditions. Nevertheless, there is an alternative explanation, linked to a methodological difference between the two studies for measuring the influence of the allocentric cues in the pointing responses. Krigolson and colleagues looked at whether representations of the targets locations were more reliable when adding allocentric cues (leading to a reduction in pointing responses dispersion) while we studied both the reliability and the biases induced by introducing a subliminal conflict between the allocentric and egocentric cues. The tacit assumption behind the approach of Krigolson and colleagues is that adding visual landmarks (providing both allocentric and egocentric cues) should lead to more accurate spatial representations than in the absence of landmarks (*i.e.* from egocentric cues alone). However, in the present study, such an assumption would have led to conclude that allocentric cues are inefficient for targets-landmarks distances $\geq 5^\circ$. As shown in Fig. 4B, the dispersion profile obtained with both allocentric and egocentric cues (colored bar plot) exceeds the dispersion measured with egocentric cues alone (horizontal dashed line) for targets-landmarks distances $\geq 5^\circ$. Nevertheless, a simple inspection of the two rightmost graphs in

Fig. 3C is sufficient to be convinced that allocentric cues actually bias the pointed locations for targets-landmarks distances of 5° and 10° . Thus, a simple way to reconcile both studies is to assume that the allocentric coding can occur over a wider spatial range than suggested by the dispersion of pointing responses, but that its combination with the egocentric coding does not necessarily lead to a combined spatial coding which is more reliable than that obtained with egocentric cues alone.

This point just meets the second aim of the present study, which was to gain a better understanding of the combination rules between the allocentric and egocentric cues. As defended in this work, a simple Bayesian model can explain the sub-optimal combination (in terms of reliability) of these two types of cues. The model that we adopted was proposed by Ernst and collaborators (Bresciani, Dammeier, & Ernst, 2006; Ernst, 2006), and allows characterizing the influence of a non-dominant sensory estimate over another dominant sensory estimate. Here, the terms dominant and non-dominant characterize the sensory estimates that are directly and non-directly relevant for the task at hand. Indeed, in the present study, subjects were explicitly required to indicate the remembered location of the targets within the background images, *i.e.* to produce an allocentric-based judgment. Thus, in this case, the allocentric coding is considered dominant while the egocentric coding is non-dominant. The strength of this

model is that it contains only one free parameter, the coupling prior, which determines the strength of coupling between the sensory estimates, from full combination (maximum likelihood estimate) to no combination (single cue estimate), passing through partial combination (Fig. 2). We found that a partial fusion model fits nicely the profiles of allocentric weights across targets-landmarks distances, both at the group level and at the level of individual subjects, while neither maximum likelihood estimates nor single cue estimates could account for these profiles (Fig. 5). Importantly, the strength of coupling determined from the allocentric weight profiles allowed predicting with excellent accuracy the reliability of the estimated targets' locations, i.e. the profiles of pointing response dispersions. Note that these predictions for the dispersion were obtained from a fully constrained model, without any free parameter. Because of this partial combination regime with dominant allocentric cues, the reliability of the pointing responses with both allocentric and egocentric cues is less than what could be achieved from full fusion: it is statistically sub-optimal. Importantly, this combination regime entails that the reliability is always better than that measured with allocentric cues alone, but not necessarily better than the reliability measured with egocentric cues alone. Thus, this model can reconcile *a priori* inconsistent data: adding visual landmarks can clearly bias the pointed locations while producing no sensible benefit in terms of reliability with respect to conditions in which there are no landmarks.

Note that the model on which we relied (Bresciani, Dammeier, & Ernst, 2006; Ernst, 2006) is not the only one in which the cue combination regime is governed by a prior (Körding et al., 2007; Roach, Heron, & McGraw, 2006; Shams, Ma, & Beierholm, 2005). Mathematically, these different models have been shown to be very close to each other (Körding et al., 2007) and the goal of the present study was not to determine which of them works better. Based on the few data points to fit to the models (i.e. the four targets-landmarks distances), we decided to avoid the risk of over-fitting by using the more economical one (with only one free parameter), which offers the additional advantages of being linear and with posterior distributions that can be directly compared to the measured distributions of pointing responses (Körding et al., 2007). Further studies will be necessary to test and refine this model of allocentric/egocentric cues combination. Notably, an important prediction is that inverting the dominance of the cues, for instance by asking the subjects to localize the targets with respect to themselves, should modify the pattern of pointing responses according to the predictions that can be derived from Eqs. (3) and (4), simply by interchanging the “allo” and “ego” terms in these equations. To test whether mathematically more complex functions should be invoked to describe the coupling prior, it will also be necessary to vary the amount of incongruence between the egocentric and allocentric cues.

In a related study, Byrne and Crawford (2010) manipulated the stability of the visual landmarks by imposing either small or large dynamic vibrations to their spatial locations. Importantly, they found that such manipulation did not affect the reliability of the pointing responses based on allocentric cues alone, but it nevertheless impacted the weights allocated to these cues when egocentric cues were also available (less allocentric weight with large vibrations). Clearly, this result cannot be accounted for by a maximum-likelihood (full combination) model in which the weight of each cue is solely determined by its respective reliability. Such a model would predict constant weight for the allocentric cues (provided that the reliability of the egocentric cues is also constant). Thus, the authors proposed that an additional landmarks-stability heuristic contributes to the relative up- or down-weighting of the allocentric cues relative to the egocentric ones. Such a stability heuristic, learned through past experiences with the environment,

might well be a factor shaping the coupling prior employed in the present study. According to this view, both the distance and the stability of the surrounding landmarks affect the weight allocated to the allocentric cues, but while the landmarks distance impacts directly the reliability of the allocentric cues, the stability has an indirect influence which can be adequately captured by a coupling prior. From a Bayesian perspective (Fig. 2), both the landmarks distance and landmarks stability impact the posterior distribution, but the former acts on the likelihood distribution while the latter operates through the prior distribution.

Altogether, the results of the present study indicate that visual landmarks allow allocentric coding of targets locations over an extended spatial range (at least 10° in diameter). Although allocentric and egocentric cues interact with each other, their combination cannot be explained by a classical maximum-likelihood model. A simple Bayesian model, with coupling prior, is shown to capture both the relative weights of allocentric and egocentric cues and the reliability of the spatial representations derived from these two types of cues.

Acknowledgments

The authors would like to thank Florence Agbazahou for her help during the data collection. This work was supported by grants from the CNRS, the INSB-UNADEV and the ANR (ANR-13-JSV4-0007-01). D.C. is supported by a CDU from the doctoral school CLESCO (Université de Toulouse).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.visres.2015.02.018>.

References

- Barry, S. R., Bloomberg, J. J., & Huebner, W. P. (1997). The effect of visual context on manual localization of remembered targets. *Neuroreport*, 8(2), 469–473.
- Battaglia, P. W., Jacobs, R. A., & Aslin, R. N. (2003). Bayesian integration of visual and auditory signals for spatial localization. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, Image Science, and Vision*, 20(7), 1391–1397.
- Brainard, D. H. (1997). The psychophysics toolbox. *Spatial Vision*, 10(4), 433–436.
- Bresciani, J.-P., Dammeier, F., & Ernst, M. O. (2006). Vision and touch are automatically integrated for the perception of sequences of events. *Journal of Vision*, 6(5), 554–564. <http://dx.doi.org/10.1167/6.5.2>.
- Bridgeman, B., Peery, S., & Anand, S. (1997). Interaction of cognitive and sensorimotor maps of visual space. *Perception and Psychophysics*, 59(3), 456–469.
- Burgess, N. (2006). Spatial memory: How egocentric and allocentric combine. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(12), 551–557. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tics.2006.10.005>.
- Byrne, P. A., Cappadocia, D. C., & Crawford, J. D. (2010). Interactions between gaze-centered and allocentric representations of reach target location in the presence of spatial updating. *Vision Research*, 50(24), 2661–2670. <http://dx.doi.org/10.1016/j.visres.2010.08.038>.
- Byrne, P. A., & Crawford, J. D. (2010). Cue reliability and a landmark stability heuristic determine relative weighting between egocentric and allocentric visual information in memory-guided reach. *Journal of Neurophysiology*, 103(6), 3054–3069. <http://dx.doi.org/10.1152/jn.01008.2009>.
- Byrne, P. A., & Henriques, D. Y. P. (2013). When more is less: Increasing allocentric visual information can switch visual-proprioceptive combination from an optimal to sub-optimal process. *Neuropsychologia*, 51(1), 26–37. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.10.008>.
- Carrozzo, M., Stratta, F., McIntyre, J., & Lacquaniti, F. (2002). Cognitive allocentric representations of visual space shape pointing errors. *Experimental Brain Research*, 147(4), 426–436. <http://dx.doi.org/10.1007/s00221-002-1232-4>.
- Chen, Y., Byrne, P., & Crawford, J. D. (2011). Time course of allocentric decay, egocentric decay, and allocentric-to-egocentric conversion in memory-guided reach. *Neuropsychologia*, 49(1), 49–60. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.10.031>.
- Cohen, Y. E., & Andersen, R. A. (2002). A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nature Reviews. Neuroscience*, 3(7), 553–562. <http://dx.doi.org/10.1038/nrn873>.
- Colby, C. L. (1998). Action-oriented spatial reference frames in cortex. *Neuron*, 20(1), 15–24. [http://dx.doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)80429-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0896-6273(00)80429-8).

- Diedrichsen, J., Werner, S., Schmidt, T., & Trommershäuser, J. (2004). Immediate spatial distortions of pointing movements induced by visual landmarks. *Perception and Psychophysics*, 66(1), 89–103.
- Ernst, M. O. (2006). A Bayesian view on multimodal cue integration. In G. Knoblich, I. M. Thornton, M. Grosjean, & M. Shiffrar (Eds.), *Human Body Perception from the Inside Out*. New York, NY: Oxford University Press (Chapter 6, p. 105–131).
- Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, 415(6870), 429–433. <http://dx.doi.org/10.1038/415429a>.
- Fiehler, K., Wolf, C., Klinghammer, M., & Blohm, G. (2014). Integration of egocentric and allocentric information during memory-guided reaching to images of a natural environment. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 636. <http://dx.doi.org/10.3389/fnhum.2014.00636>.
- Gentilucci, M., Chieffi, S., Deprati, E., Saetti, M. C., & Toni, I. (1996). Visual illusion and action. *Neuropsychologia*, 34(5), 369–376.
- Girshick, A. R., & Banks, M. S. (2009). Probabilistic combination of slant information: Weighted averaging and robustness as optimal percepts. *Journal of Vision*, 9(9). <http://dx.doi.org/10.1167/9.9.8>. 8.1–20.
- Goodale, M. A., Westwood, D. A., & Milner, A. D. (2004). Two distinct modes of control for object-directed action. *Progress in Brain Research*, 144, 131–144.
- Hay, L., & Redon, C. (2006). Response delay and spatial representation in pointing movements. *Neuroscience Letters*, 408(3), 194–198. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neulet.2006.08.080>.
- Henderson, J. (2003). Human gaze control during real-world scene perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 498–504. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tics.2003.09.006>.
- Henderson, J. M., & Hollingworth, A. (2003). Global transsaccadic change blindness during scene perception. *Psychological Science*, 14(5), 493–497. <http://dx.doi.org/10.1111/1467-9280.02459>.
- Hillis, J. M., Watt, S. J., Landy, M. S., & Banks, M. S. (2004). Slant from texture and disparity cues: Optimal cue combination. *Journal of Vision*, 4(12), 967–992. doi:10.1167/4.12.1.
- Hollingworth, A. (2006). Visual memory for natural scenes: Evidence from change detection and visual search. *Visual Cognition*, 14(4–8), 781–807. <http://dx.doi.org/10.1080/13506280500193818>.
- Hu, Y., & Goodale, M. A. (2000). Grasping after a delay shifts size-scaling from absolute to relative metrics. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(5), 856–868.
- Klinghammer, M., Wallner L., Blohm G., & Fiehler K. (2014). *Reaching for eggs and butter – Integrating spatial reference frames in natural scenes*. Program No. 437.13. Neuroscience Meeting Planner. Washington, DC: Society for Neuroscience, 2014. Online.
- Knill, D. C. (2007). Robust cue integration: A Bayesian model and evidence from cue-conflict studies with stereoscopic and figure cues to slant. *Journal of Vision*, 7(7). <http://dx.doi.org/10.1167/7.7.5>. 5.1–24.
- Knill, D. C., & Saunders, J. A. (2003). Do humans optimally integrate stereo and texture information for judgments of surface slant? *Vision Research*, 43(24), 2539–2558. [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(03\)00458-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(03)00458-9).
- Körding, K. P., Beierholm, U., Ma, W. J., Quartz, S., Tenenbaum, J. B., & Shams, L. (2007). Causal inference in multisensory perception. *PLoS One*, 2(9), e943. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0000943>.
- Kringson, O., Clark, N., Heath, M., & Binsted, G. (2007). The proximity of visual landmarks impacts reaching performance. *Spatial Vision*, 20(4), 317–336. <http://dx.doi.org/10.1163/156856807780919028>.
- Kringson, O., & Heath, M. (2004). Background visual cues and memory-guided reaching. *Human Movement Science*, 23(6), 861–877. <http://dx.doi.org/10.1016/j.humov.2004.10.011>.
- Lacquaniti, F., & Caminiti, R. (1998). Visuo-motor transformations for arm reaching. *The European Journal of Neuroscience*, 10(1), 195–203.
- Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M. (1995). Measurement and modeling of depth cue combination: In defense of weak fusion. *Vision Research*, 35(3), 389–412.
- Lemay, M., Bertram, C. P., & Stelmach, G. E. (2004a). Pointing to an allocentric and egocentric remembered target. *Motor Control*, 8(1), 16–32.
- Lemay, M., Bertram, C. P., & Stelmach, G. E. (2004b). Pointing to an allocentric and egocentric remembered target in younger and older adults. *Experimental Aging Research*, 30(4), 391–406. <http://dx.doi.org/10.1080/03610730490484443>.
- Lemay, M., & Proteau, L. (2003). Aging affects pointing to unseen targets encoded in an allocentric frame of reference. *Experimental Aging Research*, 29(3), 319–333. <http://dx.doi.org/10.1080/0361073030303723>.
- Lovell, P. G., Bloj, M., & Harris, J. M. (2012). Optimal integration of shading and binocular disparity for depth perception. *Journal of Vision*, 12(1). <http://dx.doi.org/10.1167/12.1.1>.
- Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., & Hubel, D. H. (2004). The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature Reviews. Neuroscience*, 5(3), 229–240. <http://dx.doi.org/10.1038/nrn1348>.
- Medendorp, W. P., Beurze, S. M., Van Pelt, S., & Van Der Werf, J. (2008). Behavioral and cortical mechanisms for spatial coding and action planning. *Cortex*, 44(5), 587–597. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cortex.2007.06.001>.
- Neely, K. a., Tessmer, A., Binsted, G., & Heath, M. (2008). Goal-directed reaching: Movement strategies influence the weighting of allocentric and egocentric visual cues. *Experimental Brain Research*, 186(3), 375–384. <http://dx.doi.org/10.1007/s00221-007-1238-z>.
- Obhi, S. S., & Goodale, M. a. (2005). The effects of landmarks on the performance of delayed and real-time pointing movements. *Experimental Brain Research*, 167(3), 335–344. <http://dx.doi.org/10.1007/s00221-005-0055-5>.
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: Transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, 10(4), 437–442.
- Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. *Psychological Bulletin*, 124(3), 372–422.
- Roach, N. W., Heron, J., & McGraw, P. V. (2006). Resolving multisensory conflict: A strategy for balancing the costs and benefits of audio-visual integration. *Proceedings Biological Sciences/The Royal Society*, 273(1598), 2159–2168. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2006.3578>.
- Rossetti, Y. (1998). Implicit short-lived motor representations of space in brain damaged and healthy subjects. *Consciousness and Cognition*, 7(3), 520–558. <http://dx.doi.org/10.1006/ccog.1998.0370>.
- Schmidt, T., Werner, S., & Diedrichsen, J. (2003). Spatial distortions induced by multiple visual landmarks: How local distortions combine to produce complex distortion patterns. *Perception and Psychophysics*, 65(6), 861–873.
- Schütz, I., Henriques, D. Y. P., & Fiehler, K. (2013). Gaze-centered spatial updating in delayed reaching even in the presence of landmarks. *Vision Research*, 87, 46–52. <http://dx.doi.org/10.1016/j.visres.2013.06.001>.
- Shams, L., Ma, W. J., & Beierholm, U. (2005). Sound-induced flash illusion as an optimal percept. *Neuroreport*, 16(17), 1923–1927.
- Sheth, B. R., & Shimojo, S. (2004). Extrinsic cues suppress the encoding of intrinsic cues. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(2), 339–350. <http://dx.doi.org/10.1162/0899892904322984616>.
- Tatler, B. W., & Land, M. F. (2011). Vision and the representation of the surroundings in spatial memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 366(1564), 596–610. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2010.0188>.
- Thompson, A. A., & Henriques, D. Y. P. (2011). The coding and updating of visuospatial memory for goal-directed reaching and pointing. *Vision Research*, 51(8), 819–826. <http://dx.doi.org/10.1016/j.visres.2011.01.006>.
- Young, M. J., Landy, M. S., & Maloney, L. T. (1993). A perturbation analysis of depth perception from combinations of texture and motion cues. *Vision Research*, 33(18), 2685–2689.

4.1) Vision périphérique et recherches visuelles

Si le bref aperçu d'un objet dans une scène visuelle permet un codage allocentré recrutant des indices visuels situés à plus de 10 degrés d'excentricité, il est raisonnable de penser que la vision périphérique joue un rôle important dans ce processus. Cependant, l'expérience précédente affichait des masques opaques autour des cibles, ce qui rendait impossible l'usage d'indices visuels situés au niveau de la fovéa et de la péri-fovéa. Cet aspect a pu artificiellement augmenter le poids des indices visuels périphériques. J'ai donc mené une expérience complémentaire nommée « A direct contribution of peripheral vision to preview facilitation in visual search », et présentée au congrès « The European Conference on Visual Perception » en 2014. L'article en préparation fait l'objet de la seconde partie de ce chapitre. Dans cette étude, les sujets devaient exécuter une tâche de recherche visuelle après un bref aperçu (200 ms) de la position de la cible au sein de la scène visuelle naturelle. Cet aperçu présentait au centre de l'écran, la cible, ainsi qu'une portion plus ou moins grande de la scène qui l'entourait, modulant la quantité d'indices visuels excentrés. Pour s'assurer la bonne fixation de la cible durant cette période, la cible a été associée à une tâche de discrimination de lettre (T inversé/L). L'observation du temps de recherche visuelle a mis en évidence que la présence d'indices placés en périphérie du champ visuel ($>5^\circ$ d'excentricité) facilitait de façon significative la recherche visuelle. Ce résultat indique que la vision périphérique joue un rôle significatif dans le codage allocentrique d'objets présents dans une scène naturelle, même lorsque des indices sont aussi présents en vision centrale.

A direct contribution of peripheral vision to preview facilitation in visual search

Damien Camors¹, Florence Agbazahou¹, Christophe Jouffrais², Jean-Baptiste Durand¹

¹*Université de Toulouse, Centre de Recherche Cerveau et Cognition, Toulouse, France*

²*Université de Toulouse, Institut de Recherche en Informatique de Toulouse, Toulouse, France*

Abstract

Preview of a real-world scene facilitates the visual search of a target object through that scene. This preview facilitation is thought to emerge from snapshots stored in memory and containing spatial information binding gazed objects with other contextual elements in the scene. However, it remains unclear whether such snapshots capture only neighboring elements in central vision or additionally, more distant elements in peripheral vision. Here, we investigated the importance of central and peripheral vision for preview facilitation. Seventeen subjects were involved in a visual search task with brief (200 ms) previews. The scenes were complex real-world images (180°x45°) and the previews showed only a circular portion of those scenes (0°-30° diameter) centered on the target objects. We observed an exponential decay of visual search time as the previews' size increased. Crucially, the addition of peripheral information (>10° of eccentricity) in the previews reduced the visual search time compared to conditions with central information only (<5°). Consequently, even during a very brief exposure to complex visual scenes, peripheral information is extracted and stored to facilitate subsequent visual search. These results demonstrate a direct contribution of peripheral vision to preview facilitation in visual search.

Introduction

Visual search is classically defined as an active exploration of the visual environment aimed at identifying a particular element (the target) among other elements (the distractors). Picking up a cell phone, finding a product on a shelf in a supermarket, looking for a friend in a crowded space are a few of the many instances of visual searches we perform on a daily basis.

These visual searches are faster when the scenes in which the targets are to be found have been previously seen. Such preview facilitation is thought to rely, at least in part, on a form of automatic learning of the spatial relationships between a target and the surrounding elements, called contextual cueing (Chun & Jiang, 1998).

Contextual cueing has been evidenced as a decrease in visual search time for a target among distractors when the same array of target/distractors is repeated, even with many interleaved trials and without conscious awareness of the repetition (Chun & Jiang, 1998). Further studies have shown that the spatial arrangements of the distractors neighboring the target is particularly important for contextual cueing (Brady & Chun, 2007; Olson & Chun, 2002). Notably, van Asselen & Castelo-Branco, (2009) observed that spatial information extracted in perifoveal vision (2.4° - 4.1°) plays an important role in contextual cueing. This study provided evidence that detailed foveal vision is not mandatory for contextual cueing and that perifoveal information can be captured in snapshots of the local spatial configurations around the targets. However, those studies relied on arrays of artificial stimuli and they did not investigate whether spatial information available in peripheral vision can also contribute to contextual cueing.

By using natural scenes, Brockmole & Henderson, (2006) observed that targets are more likely to be associated to the global content than to local content of those scenes. This suggests that spatial contextual learning might encompass spatial information from a larger portion of the visual field with natural scenes than with artificial scenes. In a recent study, we have used complex natural scenes to show that the spatial relationships between a gazed target and surrounding elements in the peripheral field of view (up to 10° of eccentricity) could be extracted within the time of a brief fixation (Camors, Jouffrais, Cottureau, & Durand, 2015). Since peripheral vision can extract spatial information binding a target to surrounding contextual elements, it might actually be involved in contextual cueing. However, in this latter study, contextual elements in central vision were occluded, forcing the subjects to rely on peripheral ones. This raises an important question: is spatial information extracted in peripheral vision used to facilitate subsequent visual searches when spatial information is also available in central/perifoveal vision?

To address this issue, we asked human subjects to perform a visual search task toward previously gazed targets. Targets were briefly superimposed on images of cluttered city landscapes taken from our previous study (Camors et al. 2015). Previews of targets and images lasted 200 ms, which is close to the average fixation time between two successive saccades during the exploration of natural visual scenes (Henderson, 2003; Martinez-Conde, Macknik, & Hubel, 2004; Rayner, 1998). Various preview's sizes were presented in order to investigate whether the addition of further spatial information in peripheral vision actually improved the visual search efficiency compared to conditions in which spatial information was available only in central vision. After the preview, subjects had to find a small target embedded in complex visual scenes. The main result of the present study is that increasing the preview's size so that it encompasses peripheral vision actually decreases the visual search time, indicating that spatial information extracted in the peripheral field of view actually participate in contextual cueing.

Material and methods

Participants

Seventeen subjects (9 females and 8 males) performed the experiment. All of them were university students (26.5 ± 3.7 years old) and had normal or corrected to normal vision. They provided written informed consent before participating in the study in accordance with the Helsinki Declaration. The protocol of the experiment was in accordance with the principles of the declaration of Helsinki and has been approved by a local committee for ethics (CLERIT).

Stimuli

100 colored pictures under creative common license and depicting large and crowded city landscapes (i.e. markets, streets, pedestrian paths, etc...) were picked from the web site "flickr®" (see complementary materiel). Pictures were selected for their high amount of salient objects and had a resolution of at least 2400 x 1200 pixels (24-bit). These initial pictures were cropped in order to retain only a fraction containing a relatively homogeneous distribution of salient objects (and removing large portions of sky or other poorly informative regions). The cropped pictures were then resampled at 2400 x 600 pixels. Finally, 200 pictures were obtained by taking both the original and mirror-image of the cropped pictures.

Apparatus

Subjects were sited comfortably in a chair slightly inclined backward, with their head lying on the chair headrest. They were facing a very large and curved screen subtending $180^\circ \times 45^\circ$ of visual angle at a viewing distance of 173 cm. The room was only illuminated by the screen reflection. Stimuli subtended $180^\circ \times 45^\circ$ and they were projected on the whole screen by three video projectors (NEC NP1250) in order to occupy the central, left or right portion of the screen. The experiment was controlled by the Psychophysics Toolbox extensions version 3.0 (Brainard, 1997; Pelli, 1997) installed on Matlab® R2009 software, running on an Intel Core i5 based computer.

Design and procedure

Subjects were tested individually during 200 trials (about 1 hour), in a visual search task with preview. The target was randomly placed within an imaginary rectangle ($150^\circ \times 15^\circ$) centered on the middle of the picture. A different picture was presented in each trial.

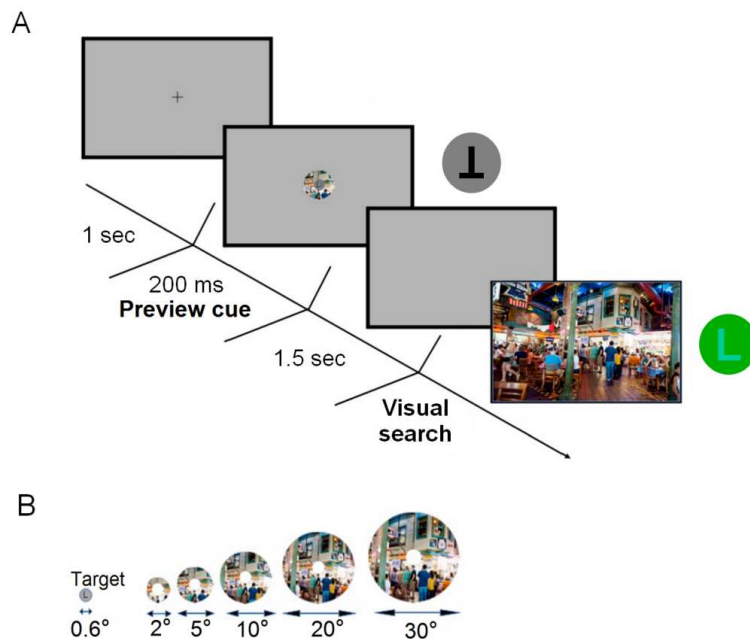


Figure 1. Experimental design and stimuli. (A) Example screen shots of one trial. Before visual search, a preview cue is flashed during two hundred milliseconds. During this period, a target is presented in the center on a grey disk with constant hue, saturation and value. During visual search, these target features are adapted to the background. (B) Targets were presented with different sizes of preview.

At the beginning of each trial, subjects were asked to fixate a white cross (0.4°) displayed straight ahead on a grey screen. The fixation cross was presented for a random time between 0.5 and 1 second. A preview containing a variable portion of a picture and the target was then presented straight-ahead during 200 ms. The picture preview was a cropped circular portion of the whole picture, corresponding to the target surround, with a variable diameter picked among 6 possible values: 0° , 2° , 5° , 10° , 20° and 30° (corresponding to retinal eccentricities of 0° , 1° , 2.5° , 5° , 10° and 15°). The target was a white letter of 0.4° (either an L or an inverse T) surrounded by a small grey disk of 0.8° to create an homogenous background. It was presented in the middle of the picture preview and centered on the screen. Subjects had to fixate the target during the whole preview. One and a half second after the preview, the whole picture was presented and subjects had to search for the target. The target position within the image did not differ from the preview. However, the target's letter (L/T) differed 50% of the time. Subjects were asked to search for the target in less than 45 sec and to indicate as quickly as possible if the target letter was similar or different relative to that shown during the preview. Responses were done by pressing the corresponding key on a keyboard. Audio feedback was given to the subjects regarding the correctness of their response. If after 90 sec the target was not found, the trial was considered as a miss and the experiment moved to the next trial.

Compared to the preview, the target hue, value and saturation depended on the picture during the visual search task, in order to reduce pop out effects. The background, i.e. the small grey disk around the letter, was replaced by a background with a color equivalent to the median color of the corresponding pixels in the picture (computed separately for each of the 3 RGB channels). These RGB values were converted to Hue Saturation Value (HSV) in order to determine the color of the letter, so that in every trial, the target letter differed from the background by 4% hue, 10% saturation and 25% value.

Data analyses

For each size of preview were computed the percentages of miss trials (targets not found within 90 sec), incorrect and correct trials. For those latter, the visual search time was assessed as the duration elapsed between the appearance of the visual scene and the behavioral response. Although this duration also include the time to make the same/different judgement and to produce the behavioral response, those operations are assumed to be relatively short relative to the search time and, importantly, to have a relatively constant duration irrespective of the preview size. Median durations of search time as a function of preview size were computed for each subject.

Results

The objective of the present study was to assess whether the addition of spatial information in the peripheral field of view improves the beneficial impact of a preview on visual search. To that end, subjects were involved in a visual search task with brief (200 ms) previews encompassing only central vision or, in addition, a more or less extended portion of peripheral vision. The preview simulated the normal fixation of an object of interest observed for the first time.

Figure 2A shows the mean percentage across subjects of miss trials as a function of preview size. Overall, the preview size was found to exert a significant influence on the percentage of miss trials (kruskal-wallis, $p < 0.001$). Post-hoc analyses revealed that even a small preview of 2° had a significant beneficial influence of the success rate of visual search (Wilcoxon two-sided sign test, $p < 0.05$), which further increased significantly with increasing preview size, from 2° to 5° and from 5° to 10° . However, no significant effect on the percentage of miss trials was observed beyond 10° , indicating that peripheral information (beyond 5° of retinal eccentricity) had no sensible effect on the success rate of the visual search. This might reflect a floor effect since the success rate is already above 95% for previews of 10° .

By contrast with the percentage of miss trials, that of incorrect trials was found to be unaffected by the presence of a preview and by its size (kruskal-wallis, $p > 0.05$), with $\sim 5\%$ of incorrect trials for all the experimental conditions.

Figure 2B shows the mean duration of the visual searches (with correct same/different judgement) as a function of preview size. Means were computed on the median visual search times obtained for each subject and each preview size. Visual search times, like the percentage of miss trials, were significantly impacted by the size of the previews (kruskal-wallis, $p < 0.001$). The presence of a small preview of 2° already reduced by two the mean visual search duration compared with the no preview condition (5.7 ± 0.6 sec against 11.8 ± 0.9 sec). Increasing the size of the previews significantly decreased the search time up to a size of 20° (Wilcoxon two-sided sign test, $p < 0.05$). Although we observed a tendency for further decreased in mean search duration between previews of 20° and 30° (2.6 ± 0.7 sec against 2.4 ± 0.4 sec), the difference did not reach statistical significance.

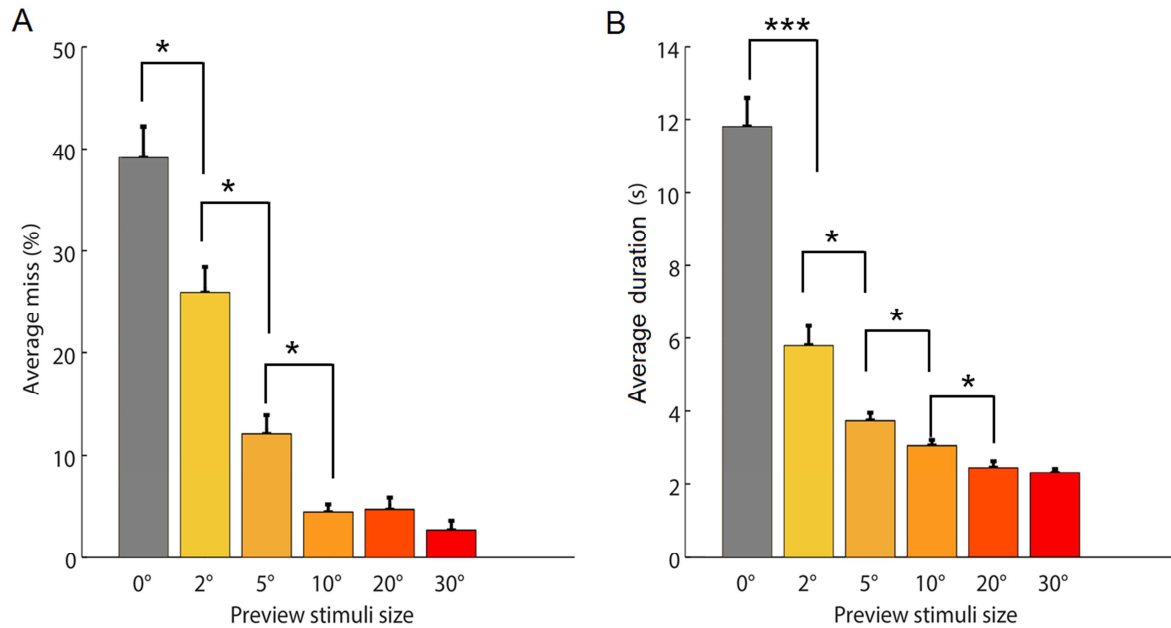


Figure 2. Preview facilitation on visual search as a function of the preview size. Bars represent the mean percentage (A) and duration (B) for each preview stimuli size. The error bars represent the standard deviation. Previews (colored bar) drastically improve visual search versus no preview (grey bar) by reducing both the percentage of miss trials (A) and the duration of visual searches (B) (* $p < 0.05$, *** $p < 0.001$).

Discussion

In the present study, we investigated whether spatial information extracted in the peripheral field of view can contribute to preview facilitation mechanisms in visual search. With a demanding visual search task relying on large real world pictures, we found that a brief (200 msec) preview of the targets' immediate surrounding (2° previews) reduced both the percentage of miss trials and the mean duration of visual searches. Increasing the preview size so as to encompass perifoveal vision (from 2.5° to 5° of retinal eccentricity) further reduced both the percentage of miss trials and the mean duration of the searches. Importantly, further benefits were observed in mean search durations when the preview expended in peripheral vision (>5° of retinal eccentricity). This last result demonstrates that spatial information from the peripheral field of view actually contribute to the preview facilitation in visual search. The absence of effect on the percentage of missed trials might reflect a floor effect based on the already low percentage of missed

trials (<5%) for smaller preview sizes. These results suggest that both central and peripheral visions are used to make a snapshot of the spatial context surrounding a gazed target for facilitating future visual searches.

Further studies are required to better define the exact nature of the information actually extracted from the preview, and whether it differs between central and peripheral visions. Peripheral vision presents lower acuity than central vision. Nevertheless, a good deal of information can be acquired through peripheral vision (for review, see Strasburger, Rentschler, & Jüttner, 2011). Our previous study (Camors et al. 2015) had shown that observers can actually extract the spatial relationships binding a gazed objects to contextual elements located in the peripheral field of view. The present study complement this finding by showing that such capacity is probably at work for supporting visual searches through preview facilitation.

Reference

- Boucart, M., Moroni, C., Thibaut, M., Szaffarczyk, S., & Greene, M. (2013). Scene categorization at large visual eccentricities. *Vision Research*, 86, 35–42. doi:10.1016/j.visres.2013.04.006
- Brady, T. F., & Chun, M. M. (2007). Spatial constraints on learning in visual search: modeling contextual cuing. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 33(4), 798–815. doi:10.1037/0096-1523.33.4.798
- Brainard, D. H. (1997). The Psychophysics Toolbox. *Spatial Vision*, 10(4), 433–6.
- Brockmole, J. R., & Henderson, J. M. (2006). Using real-world scenes as contextual cues for search. *Visual Cognition*, 13(1), 99–108. doi:10.1080/13506280500165188
- Camors, D., Jouffrais, C., Cottureau, B. R., & Durand, J. B. (2015). Allocentric coding: Spatial range and combination rules. *Vision Research*, 109, 87–98. doi:10.1016/j.visres.2015.02.018
- Chun, M. M., & Jiang, Y. (1998). Contextual Cueing: Implicit Learning and Memory of Visual Context Guides Spatial Attention. *Cognitive Psychology*, 36(1), 28–71. doi:10.1006/cogp.1998.0681
- Henderson, J. (2003). Human gaze control during real-world scene perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 498–504. doi:10.1016/j.tics.2003.09.006
- Larson, A., & Loschky, L. (2009). The contributions of central versus peripheral vision to scene gist recognition. *Journal of Vision*, 9, 1–16. doi:10.1167/9.10.6.Introduction

- Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., & Hubel, D. H. (2004). The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature Reviews. Neuroscience*, 5(March), 229–240. doi:10.1038/nrn1348
- Olson, I. R., & Chun, M. M. (2002). Perceptual constraints on implicit learning of spatial context. *Visual Cognition*, 9(3), 273–302. doi:10.1080/13506280042000162
- Pelli, D. G. (1997). The VideoToolbox software for visual psychophysics: transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, 10(4), 437–42.
- Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. *Psychological Bulletin*, 124(3), 372–422.
- Strasburger, H., Rentschler, I., & Jüttner, M. (2011). Peripheral vision and pattern recognition: a review. *Journal of Vision*, 11(5), 13. doi:10.1167/11.5.13
- Van Asselen, M., & Castelo-Branco, M. (2009). The role of peripheral vision in implicit contextual cuing. *Attention, Perception & Psychophysics*, 71(1), 76–81. doi:10.3758/APP.71.1.76
- Võ, M. L. H., & Wolfe, J. M. (2013). The interplay of episodic and semantic memory in guiding repeated search in scenes. *Cognition*, 126(2), 198–212. doi:10.1016/j.cognition.2012.09.017

V) Dispositif d'assistance pour la vision tubulaire

Le rétrécissement du champ visuel provoqué par des glaucomes ou rétinites pigmentaires est irréversible. La perte de la vision périphérique altère les représentations spatiales impactant certaines tâches du quotidien comme la navigation ou la localisation d'objet. Malheureusement, aucun traitement n'est actuellement disponible pour retrouver le champ visuel perdu. L'utilisation de technologies d'assistance spécifiques peut cependant simplifier certaines de ces tâches, mais ces dispositifs d'assistances se doivent d'être adaptés aux caractéristiques de la déficience.

La localisation d'objets dans l'espace est une tâche récurrente car elle est bien souvent un prérequis à toute interaction avec l'environnement. Saisir son téléphone portable ou un produit sur une étagère nécessite au préalable la localisation de ces objets par une recherche visuelle et la vision tubulaire la rend particulièrement difficile et chronophage (Lowe & Drasdo, 1992; Viswanathan et al., 1999). Avoir un dispositif d'assistance permettant d'indiquer la position des objets d'intérêts à l'utilisateur pourrait grandement faciliter la localisation de ces objets avec un champ visuel réduit.

L'élaboration de ce genre de dispositif nécessite cependant le développement de nouvelles interfaces plus adaptées à ce type de déficience visuelle. Durant la dernière partie de mon doctorat, j'ai cherché à mettre au point cette interface. Je l'ai basée sur la modalité tactile, car cette modalité présente l'avantage de communiquer des informations spatio-temporelles précises sans perturber la modalité visuelle et auditive (Geldard, 1957). Ce travail est décrit dans l'étude nommée « Tactile cues for improving target localization in subjects with tunnel vision ». Dans cette étude, plusieurs paramètres de stimulation tactile ont été testés durant une tâche de pointage pour évaluer la meilleure approche tactile capable de retranscrire une position spatiale spécifique. Les paramètres sélectionnés ont ensuite été utilisés dans une interface tactile impliquant quatre vibreurs placés sur le poignet de l'utilisateur. Cette interface a été évaluée durant une tâche de recherche visuelle, impliquant dix sujets ayant un champ visuel artificiellement restreint à 10°, et une personne atteinte d'un glaucome ayant un champ visuel de 10x15°. L'objet recherché était une petite

sphère rose placée dans un environnement virtuel. L'interface a permis de réduire par trois le temps de recherche de cet objet. Cette interface pourrait être facilement intégrée dans des lunettes intelligentes et détecter des cibles d'intérêt, soit sur demande, soit de façon automatique (par ex. les obstacles potentiels), facilitant ainsi, la recherche visuelle et la perception spatiale de l'environnement de personnes atteintes de vision tubulaire.

Tactile cues for improving target localization in subjects with tunnel vision

Damien Camors^{1,2} Damien Appert¹ Jean-Baptiste Durand² Christophe Jouffrais¹

¹ CNRS & University of Toulouse; IRIT; Toulouse, France

² CNRS & University of Toulouse; CerCo; Toulouse, France

ABSTRACT

Tunnel vision is a visual impairment where only central vision remains functional. A restricted field of view gives rise to major difficulties in everyday life and especially to find specific objects within the environment. Communicating the location of specific targets with private and non-intrusive tactile cues may facilitate the behavior of visual search. Here we designed four tactile techniques that allow localizing specific points in space. Tactile stimulations were either single stimuli or trains of pulses rendered in a Cartesian or a Polar coordinate system. The techniques were compared within a head pointing task. The most efficient one was then evaluated during a visual search task in a complex virtual environment. The evaluation involved ten subjects with a simulated restrictive field of view (10°), and one visually impaired subject with a tunnel vision due to glaucoma. During this evaluation, our tactile assistive device significantly improved the visual search efficiency with a factor of three. The device could easily be integrated within smart glasses and help to detect targets of interest either on demand or suggested by the device itself (e.g. potential obstacles), facilitating visual search and spatial perception of the environment.

Categories and Subject Descriptors

H.5.2 [Information Interfaces and Presentation]: User Interfaces — *Input devices and strategies*; H.5.2

General Terms

Performance, Design, Experimentation, Human Factors.

Keywords

Visual impairment, tactile display, space perception, non-visual perception.

1. INTRODUCTION

Retinitis pigmentosa and Glaucoma are degenerative eye diseases leading to a progressive loss of the field of view, and eventually to complete blindness. The evolution of the disease is generally slow, and several decades can be observed between the apparition of the disease and blindness [22]. To date, there is no treatment allowing recovering the field of view. In both diseases, peripheral vision is first impaired, causing what is called “tunnel vision” with important consequences on visual search [37,45], and hence mobility and autonomy [25]. Visual searches are performed all day long for many different tasks (e.g., picking up a cell phone, finding a product on a shelf in a supermarket, looking

for a friend in a crowded space...). it gets very challenging and time consuming when the visual complexity of the environment increases [48], especially with visual field impairment [33].

Many technologies have been designed to enhance space perception and then improve visual search for people with limited field of view. Some are based on the remaining visual capacities while other ones rely on the auditory and tactile modalities. Specific devices for tunnel vision have been designed to enhance visual awareness, specifically for targets that are outside of the field of view. These devices bring visual information back into the residual field of view. One possibility consists in compressing visual information with optical “minification” [31,32]. Another series of devices relies on prisms that deviate light to the remaining field of view or to the other eye [49]. In devices based on augmented reality, specific visual information (e.g. contours) can also be superposed on the intact field of view [47]. In all these cases, the remaining field of view is cluttered with much more visual information, which impairs visual acuity, disrupts normal eye movements, and changes spatial relationship between objects [19]. All these drawbacks may have a negative impact on visual search [7].

Assistive technologies based on audition have also been designed for visually impaired people. The more generic systems (e.g. the vOICe) aimed at converting the whole visual scene into auditory signals, and provided the user with sufficient information for locomotion, localization or pointing tasks [1]. However, even simple pointing tasks require careful attention and need a lot of time. In addition visually impaired people rely on natural audition for many behavioral tasks, and hence are reluctant to obstruct the auditory system with additional information.

The tactile modality has also been used as a sensory substitution modality from visually impaired person, converting portions of space into tactile signals [2,3]. Basic geometrical shapes can be recognized, which enhances spatial perception. However, after more than forty years of sensory substitution research, none of the device proved to be usable in ecological conditions [35]. In particular, it appears that they are not really usable in order to locate a specific object in cluttered scenes.

Instead of substituting the whole visual scene, auditory and tactile displays can be used to pinpoint the location of a single target or point of interest in that scene [5]. In the context of tunnel vision, it is possible to guide the gaze or the hand towards a specific region in the surroundings. For instance, it is possible to facilitate pointing and reaching of a single target with binaural sounds rendering the azimuth and elevation of that target only [12,30]. However, as mentioned before, additional auditory information interfere with natural

sounds from the environment, which reduces their effectiveness, and masks potential dangers [27]. In this work, we chose to design a tactile display that helps to localize specific targets in space. We first review the existing projects. We then describe the design choices that we made, and the different experiments with simulated and real restricted fields of view.

Tactile displays for spatial perception

Tactile stimulations are private and not intrusive, and they do not interfere with processing ecological auditory or visual stimuli. In addition, they can help to discriminate spatial and temporal cues with a very good performance [21]. Tactile displays have been used in a great number of applications including orientation, navigation, notifications, alerts, feedbacks, etc. For instance, Boll and colleagues used a tactile display on wrist or chest in order to assist both orientation and navigation [24,26]. It can also be used for indicating proximal objects in order to prevent collision during mobility [9]. Previous work also focused on localizing a specific target within the surrounding. In this domain, two kinds of cues have been described by [34]: the *guiding* cues, and the *preview* cues. The guiding cues provide continuous information related to the ongoing error between the target and a moving body part, generally the hand. The preview cues indicate a direction or a segment of space to focus on before the scene is actually explored. Guiding cues can drive the attention towards a precise location in space, which is particularly useful when the target is hidden in highly cluttered scenes, and hence does not pop out [15,16,34,44]. Lehtinen et al for instance placed two vibrators on the palm and two on the back of the hand [34]. In their experiment, the hand was continuously guided towards a B letter among numerous distractive P letters. With tactile guidance, they observed a significant reduction of the time needed to find the B letter. However subjects reported “first focusing on the tactile signal” and then “jumping to the indicated area with the gaze”. Doing so, the subjects in fact ignored the continuous guiding cues. They rather used the tactile signal as a preview cue, and then executed a visual search in a specific region of space. In addition, they reported being “not convinced that guidance offers value beyond this phase”. Hence it seems that guiding cues are less relevant than preview cues. Preview cues do not increase cognitive load, and let attentional resources unengaged for the upcoming exploration, which is particularly important during a complex visual search. This might be especially true for people with tunnel vision.

Preview cues have been used to indicate a portion of space before a visual search [28,36,43]. Experiments showed significant reduction of searching time. Regrettably, they were used to provide imprecise directional information concerning a limited portion (e.g. top-left corner) of an impoverished space. Then the question remains if preview tactile cues could assist visually impaired users, and specifically people with tunnel vision, to find specific targets in the surroundings. In that case, preview cues need to communicate a precise and small segment of space, close enough to the target of interest. In fact, the designated region should be smaller than the remaining field of view of the user. The present study investigated tactile preview cues as an efficient modality to provide a user with tunnel vision with

the precise location of a specific target within the surroundings.

2. EXP. 1: Design of wrist-based tactile cues for target localization

Design of the tactile code

In this first experiment, we aimed at designing the tactile code (shape and reference frame) that was the most efficient to locate a cue in the surrounding space. The design of the tactile display in the context of a visual search task has been addressed in the second experiment.

Reference frame and coordinate system

In a device assisting visual search for people with low vision, cameras are almost mandatory. They are easily mountable on goggles, and can be used to locate the expected target in the visual scene. The system may also integrate an accelerometer and a gyroscope for compensating the low temporal frequency of the camera [29]. The most logical reference frame for guiding the gaze towards the localized target would be that of the eyes, with the fovea being its center. Then, assuming that the target has been localized by the camera attached to the head, the tactile cue can directly indicate the error between the fovea and the target. However, a wearable eye tracker monitoring gaze position would then be mandatory too. Wearable eye trackers are expensive and must frequently be calibrated. As eyes and head are synchronized during gaze movements [41], head is also an adapted reference frame for assisting visual search. Using the head as the reference frame is simpler and cheaper, because it relies on the embedded camera only. The tactile cues can directly indicate the error between the actual head orientation and the target localized in the image, without any coordinate transformation.

Visual target localization in space relies on three coordinates within a reference frame, namely azimuth, elevation and depth. However depth between the user and the target is not essential for visual search. Indeed, when the target is located within the image plane of the camera, it is sufficient to bring the field of view in front of the target, which requires providing two coordinates only (azimuth and elevation). In order to render these two target coordinates with a vibrator, we evaluated two different coordinate systems (CS): a Cartesian CS, and a Polar CS.

In the Cartesian CS, target location was decomposed into two successive tactile cues according to the actual head orientation. The azimuth coordinate (horizontal axis) was presented first, and the elevation (vertical axis) was presented afterwards. In the polar system, azimuth and elevation of the target location were converted into two successive stimulations rendering one clockwise angle (rendered in relation to a polar axis) and one radial distance.

Tactile code shape

As previously mentioned, preview cues do not continuously communicate the error between the actual position and the expected target. After a brief stimulation, the user must be able to estimate the target location with a good accuracy. If that stimulation is not explicit enough, the user will be forced to ask another preview to find the target, which is not appropriate. Hence the tactile cue should be spatially informative and as short as possible in order to assist the

upcoming visual search. We evaluated two different tactile codes (Figure 1). In the first one, a single coordinate is converted to a proportional single tactile vibration, with a maximum of 1.5 second corresponding to the maximum angle of 45° . In the second tactile code, a coordinate is defined as a train of short pulses with a fixed duration (200 ms separated by a 100 ms gap). The number of pulses in the train corresponds to an expected zone in space, with one pulse indicating a zone of 9° . The maximum number of stimuli was five, corresponding to the same maximum of 45° . These two different codes were evaluated within the two CS described previously. Hence four different techniques were evaluated: a single stimulus within a Cartesian CS, a train of pulses within a Cartesian CS, a single stimulus within a Polar CS, and a train of pulses within a Polar CS.

Tactile display positioning

Tactile displays have been placed in different part of the human body. In order to assist visual search, one could think about a tactile display around the eye. It could be very efficient because the spatial mapping between the stimulation and the required eye movement would be very intuitive. However, tactile sensitivity on the face is very important. The tactile display may rapidly provoke skin irritation. In addition, all the subjects that we questioned were reluctant to wear a tactile display on the face.

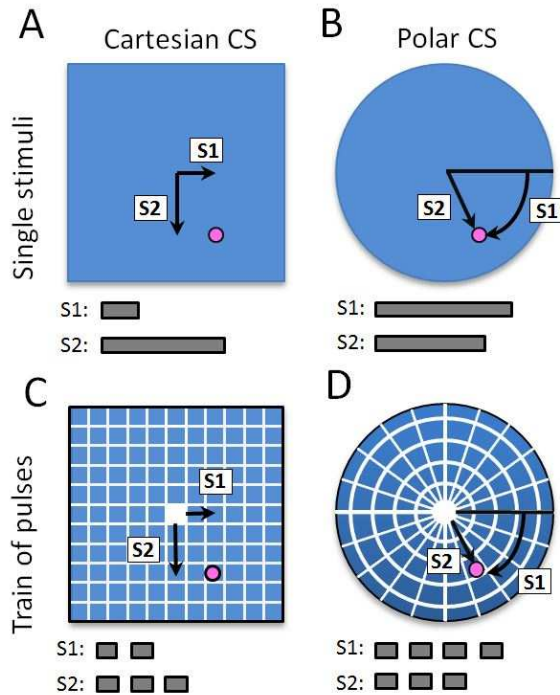


Figure 1. Tactile coding of the same target with the four different techniques. The target coordinates were either rendered in a Cartesian coordinate system (A,C) or in a Polar coordinate system (B,D). Two tactile codes are used: single stimuli (A,B) and train of pulses (C,D). The two coordinates are rendered with two successive stimulations (S1, S2). Stimulations are represented with grey bars.

Directional cues were mostly displayed through tactile displays attached on belt, back and hands. Belt is an elegant and nonintrusive solution to display azimuthal [14,26], but not elevation cues. The back and torso present important tactile surfaces where multiple vibrators can be placed. Previous studies used vibrators placed on a chair in order to display preview cues on the back before visual search [28,36]. This device was not mobile and hence limited in-situ interaction. Vibrators may also be placed within a specific suit that is functional but may decrease acceptability of the assistive device[13]. The hand has often been used to display guiding cues [15,16,34,44]. This is obviously an advantage when hand movement is required. Indeed it avoids transforming the reference frame between the display and the effector, and then facilitates the pointing task. However, displays that are placed in the palm of the hand prevent natural grasping and manipulation. Back of the hand or wrist are good alternatives. Wrist can provide efficient discrimination and detection performances [10,39]. Compared to back or hip, wrist is involved in the visuomotor process allowing eye-hand coordination [23]. Another very strong argument for attaching the display onto the wrist is the important spread of smartwatches, including within the visually impaired community. These devices already include one vibrator that could be addressed with a Bluetooth connection. If needed, additional vibrators could be attached to the bracelet of the smartwatch.

Design of the evaluation

We evaluated the usability of the four techniques in a head pointing task with a limited field of view. The subjects wore a virtual helmet that provided a restricted field of view of ten degrees only. For each condition, they had to estimate as precisely as possible a target location after receiving a preview tactile cue. We used a two by two factorial experiment with CS (Cartesian vs. Polar) and tactile code (single vs. train) as main factors. Each subject executed the four conditions in a pseudo-random order. For each condition, the first twenty trials were used as a familiarization phase and were not included in the results. They were followed by forty trials where the head pointing accuracy was recorded.

For each trial, one quadrant of the reference frame was randomly selected and indicated with a visual cue. The two unsigned coordinates corresponding to the target location in that quadrant were then transferred via a unique vibrator. This design was chosen in order to constrain the stimulation onto one vibrator, independently of the portion of space being addressed, and thus allowing the subjects to focus on the decoding of unsigned coordinated only.

At the end of each condition, subjects completed a usability questionnaire (System Usability Scale) about the current technique. Overall, the experiment lasted about 1.5 hours per subject.

Participants

Six subjects (four males and two females, 27.2 ± 2.6 years old) performed the experiment. They provided written informed consent before participating in the study, in accordance with the Helsinki Declaration. The study was also approved by a local ethics committee (XXXX).

Experimental setup and stimuli

Subjects were placed in an artificial visual scene containing noisy background only (which looked like a stellar galaxy). The background was useful to provide optic flow stimulation during head movement, but did not provide any information (semantic or symbolic) that could serve as a landmark. During the experiment, the subject's field of view was restricted to ten degrees in the virtual helmet by using a black mask covering everything on the periphery.

Visual stimuli were presented within a virtual helmet, NVisor® SX-60 HMD (NVis Inc., USA), with a resolution of 1280x1024 pixels, subtending 44 x 34 degrees of visual angle. The orientation of the virtual camera was attached to the orientation of the head with a motion capture system running at 60 Hz (OptiTrack®, Natural Point, USA). As a result, subjects could look around in the VE when moving the head. Subjects were seated in a static chair, their back lying on the chair back, and hence minimizing trunk movement. Subjects were free to move the eyes, but a red cross was shown in the center of the field of view, serving as an anchoring point.

The virtual environments (VE) were generated and animated using the open source Irrlicht 3D Engine (v1.8). The tactile display was specifically developed for the experiment using an Arduino® ATmega1280 and tactile vibrators VPM2. It was fastened with a cohesive bandage on the posterior part of the wrist.

Tactile stimuli were displayed on one tactor placed on the top of the wrist. Vibration frequency was set to 250 Hz, which is an optimal frequency for tactile stimulation on the skin [38]. Visual cues were displayed before each tactile stimulation in order to indicate one quadrant in space. In the Cartesian CS condition, a red arrow was successively displayed on two semi axes. In the Polar CS condition, a red bar indicated one semi axis among the four possible ones (noon, three, six or nine hours on a clock face). Then, the subject received two tactile stimulations corresponding to the target coordinates in the Cartesian (x, y) and Polar (t, r) CS conditions. A short gap of 0.5 s separated the two tactile stimulations.

Behavioral task

Subjects were tested in a head pointing task in presence of the experimenter. They had to estimate as precisely as possible the location of a target within the VE. The target position was randomly selected within a portion of 90° x 90° of visual angle centered on the head position before each trial. At the beginning of the experiment, each subject was required to set a straight ahead resting position. At the beginning of each trial, the subject had to return back to that resting position which served as the reference point. It was marked in the virtual environment with a green sphere (2° diameter). In order to reach this resting position, he was asked to place the center of the 10° visual field (indicated with the grey cross) directly onto the sphere. After a random delay of 1.4 to 2 s, the coordinates of the target were provided through the tactile display. Then, the green sphere disappeared and the subject had to orient the head as precisely as possible towards the target, and to press the key bar to validate the actual position. The expected target location and the pointing location were then indicated with a red and white sphere respectively, which provided the subject with a visual feedback of the

pointing error for each trial. Another trial started when he returned to the resting position.

Results

The pointing error was computed for each trial, and averaged per subject and per technique. The pointing error corresponds to the distance between the head pointing position and the expected target location (Figure 2). A repeated measures analysis of variance (RM-ANOVA) showed a significant effect of the coordinate system ($p < 0.05$) on the error, but did not show any effect of the tactile code nor the interaction of these two factors. The Cartesian CS significantly reduced the error of pointing response compared to the Polar CS ($9.0^\circ \pm 2.1^\circ$ vs. $10.6^\circ \pm 1.6^\circ$).

In order to reveal the existence of a systematic cognitive or motor bias, like under- or overestimation of the two coordinates, we computed the mean pointing errors within each reference frame. In average, subjects did not show any bias within the Cartesian CS. However, within the Polar CS, they significantly underestimated the target location indicated with the “single stimuli” (t-test, $p < 0.05$ after Bonferroni correction). Within that same Polar CS, target position was significantly overestimated when indicated with the “Train of pulses” (t-test, $p < 0.05$ after Bonferroni correction).

A usability score was obtained for each technique with a SUS questionnaire. A two factors ANOVA on that score showed a significant effect of the tactile code on the usability ($p < 0.05$). “Train of pulses” were considered as more usable than “single stimuli” (t-test, $p < 0.05$). During the final interviews, four subjects considered the Cartesian CS with train of pulses as their favorite technique among the four that we designed. The two other subjects considered this technique as a second choice.

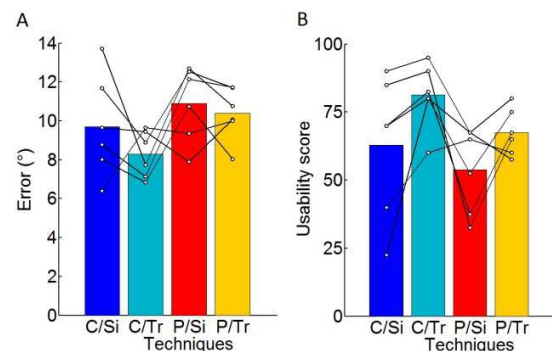


Figure 2. Techniques efficiency and usability. A) The average pointing error for each technique is represented with color bars. The mean errors per subject and per technique are represented with white dots. The C/Tr technique shows the lowest average error (mean=8.2°) with the smallest inter subject variability (standard deviation=1.2°). B) The average usability (SUS) for each technique is represented with color bars. The usability score per subject and per technique is represented with white dots. The C/Tr technique received the highest usability score with 81.3 ± 12.0 . (C: Cartesian; P: Polar; Si: Single stimuli; Tr: Train of pulses)

Conclusions about the first experiment

Head pointing responses were more accurate within the Cartesian CS than the Polar CS. In addition, in the Cartesian

CS, we did not observe any cognitive bias, and the error was in average of 9.0 degrees of visual angle. On the contrary, the tactile cues within the polar CS led to significantly less accurate results, with systematic biases. Hence, it appears that the Cartesian CS is a more precise system for communicating the target location through the tactile display.

The usability of these two systems was not significantly different. However it was better when the coordinates were communicated with a train of pulses than with a single stimulus. When combining accuracy and usability, it appears that the Cartesian CS with a train of pulses is the best technique among the four that we designed. This technique showed the lowest inter subject variability and the best average SUS score, reaching 81.3 ± 12.0 , which is considered to be a “good” device [4].

To conclude, this first experiment allowed choosing C/Tr as the best technique to provide the coordinates of a surrounding target.

3. EXP. 2: Visual search of a small target within a virtual living room

In this follow-up experiment, we aimed at evaluating the most efficient and preferred technique (C/Tr) in conditions that are similar to ecological situation. Once again, severely visually impaired subjects were simulated within the VR helmet (field of view of ten degrees of visual angle). They were immersed in a living room, and had to locate as quickly as possible a target within this room.

Participants

Ten subjects (six males and four females, 25.4 ± 1.6 years old) performed the experiment. They provided written informed consent before participating in the study in accordance with the Helsinki Declaration. The study was also approved by the local ethics committee (XXXX).

Virtual environment, tactile display and stimuli

The experimental setup used in this experiment was identical to the one used in the previous experiment.

A virtual scene depicting a living room was created on “Sweet Home 3D®” (Figure 3). A high amount of salient

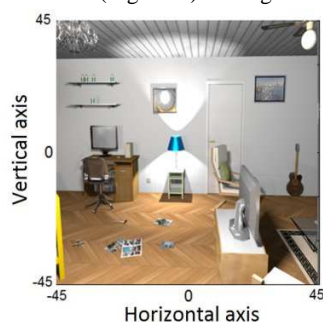


Figure 3. Part of the visual environment.

objects (lamp, chair, book, etc...) were placed homogeneously in the entire visual scene. The target, a pink sphere (1° radius) was randomly placed in the virtual scene, within a portion of $90^\circ \times 90^\circ$ of visual angle centered on the head position before each trial. Particular attention has been paid to avoiding confusion between targets and the rest of the visual scene.

Consequently pink hues were not used in the rest of the visual scene. However, in order to avoid a strong pop out effect of the target, it was slightly transparent. During the whole experiment, the subject's field of view within the virtual helmet was limited to 10° by applying a black mask on the periphery, which simulated a severe tunnel vision.

As a result of the first experiment, the two coordinates of the target were rendered with two successive trains of tactile stimuli encoded within a Cartesian coordinate system. However, in this experiment, the tactile cues were displayed on four vibrators placed around the left wrist (on the anterior and posterior parts, and on the thumb and pinky sides). The vibrators were fastened with a cohesive bandage. The mapping of the axes and their sign was arbitrary chosen according to a common resting position of the hand. Horizontal coordinates were rendered via the vibrators placed on the thumb and the pinky sides, with the thumb side for targets on the right side. Vertical coordinates were rendered via the posterior and anterior vibrators, with the posterior side for targets on the top. As in the first experiment, the tactile pulses had a fixed duration of 200 ms separated by a 100 ms gap. The number of pulses in the train corresponded to the expected zone in space, with one pulse indicating a zone of 9° . The maximum number of stimuli was five, corresponding to a maximum of 45° .

Experimental design and procedure

Subjects were tested individually during a visual search task in presence of the experimenter. They were asked to locate as quickly as possible a target represented as a pink sphere in the virtual scene. As in the previous task, the resting head position was defined at the beginning of the experiment, and was marked in the virtual environment by a green sphere (2° diameter) when needed. The subjects were required to reach that position before any trial. When the position was acquired, the artificial lights in the living room were switched off. After a random time between 0.7 and 1.4 s, the coordinates of the target were rendered on the tactile display. At the end of the stimulation the green sphere disappeared, and the lights were switched on indicating to the subjects that they must start searching. They were asked to find the target as quickly as possible, and had to validate the position by pressing the key bar. Each subject completed a training of fifteen trials in order to get familiar with the tactile rendering. Then, he completed forty trials divided in two blocks during which visual search duration and head movements were recorded.

In this experiment, the assistive technique was compared to a control condition without any tactile cue regarding the target location. Except the absence of tactile cues, the task was absolutely identical. Fifty percent of the subjects performed the control condition first; and then the condition with tactile assistance. The other fifty percent did the opposite. The whole experiment lasted about sixty minutes. At the end of the experiment, the subjects were asked to complete a usability questionnaire (System Usability Scale) about the assistive device.

Data analysis

We measured the duration elapsed between the vanishing of the fixated green sphere and the key bar being pressed. It corresponds to the time needed for both the visual search and

the head pointing response. As the pointing response is a simple task when target is in the visual field, the duration mostly reflects visual search. Head movements were monitored during the whole period with a motion capture device (60 Hz), which allowed examining head movements during the visual search for each trial. The total travelled distance was computed and normalized for each trial according to the shortest distance between the resting position and the target. This normalized distance is complementary to the duration in the aim of describing the subject's behavior during visual search.

Results

In the control condition, we observed different visual search strategies depending on the subject (Figure 4). Some subjects performed a scanning pattern either on vertical or horizontal axis (Figure 4 A and B). Other subjects performed concentric circles around the center of the reference frame (Figure 4C). These particular patterns were definitely not observed in the presence of tactile cues. In this condition, the subjects used to move the head on the horizontal axis first, and then on the vertical one, following the two coordinates rendered by the tactile display (Figure 4 D and E). We also observed, for some subjects, diagonal movements suggesting an integration of the two coordinates (horizontal and vertical) before the head movement (Figure 4F).

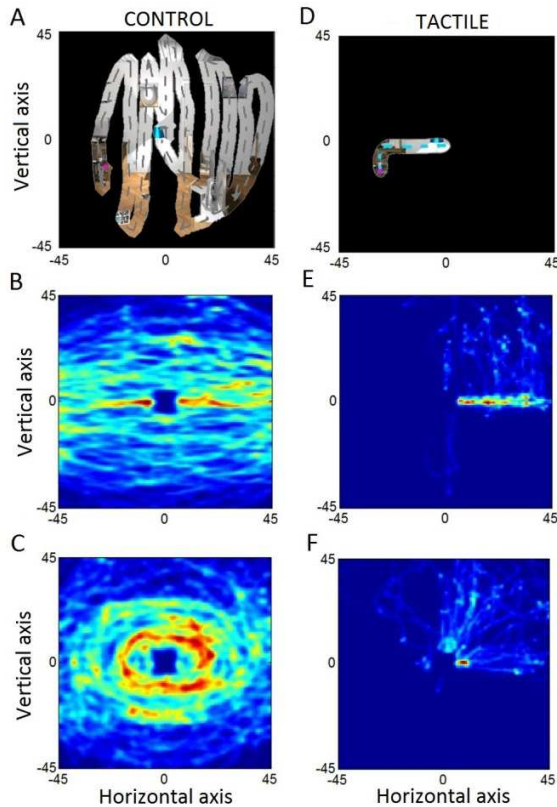


Figure 4. Examples of head movements observed during the visual search period in the control (A,B,C) and tactile conditions (D,E,F). A- Vertical scanning movement pattern. B- Density map of a search pattern on the

horizontal axis mainly. C- Density map of a concentric circles search pattern. D- Ordered movements along the horizontal and then vertical axes, following the rendering of the two tactile cues. E- Density map of an ordered pattern starting on the horizontal axis. F- Density map showing an integrated pattern. Here, the subject is able to integrate the two coordinates before moving, and then performs oblique movements towards the target directly. In the density maps, target location and head movement were normalized with a geometric transformation on the horizontal and vertical axes, placing every target location on the top right corner. Red indicates high densities and dark blue the absence of head positions. Each density map represents head movement for one subject.

We computed the median duration to find the target per subject and per condition (with and without tactile cues). The average of these median durations are presented in Figure 5A. Subjects spent in average 16.8 ± 2.5 s to find a target in the control condition. The duration dropped down to 5.4 ± 0.8 s with tactile cues. We observed a similar difference for each subject. Accordingly, the difference is highly significant (t-test, $p < 0.001$). We also computed the median distance travelled by the head per subject and per condition. In the control condition, they were in average ten times larger than the minimum distance between the target and the resting position (Figure 5B). With tactile cues, this ratio was in average 1.2 ± 0.2 . We observed a similar ratio for each subject. Hence, the difference was also highly significant (t-test $p < 0.001$). No improvements of time or distance travelled across trials were observed either in control or tactile conditions.

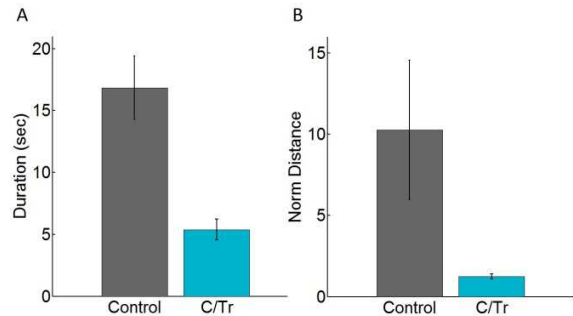


Figure 5. Visual search performance (A- Duration and B- Distance ratio) with and without tactile cues. The control condition is represented in grey. The tactile condition (C/Tr; see Exp. 1) is represented in cyan.

A typical error was observed with tactile assistance: the inversion up/down, left/right. We computed inversion errors according to a simple rule: an error was detected when the head moved towards the opposite direction, and reached the threshold of five degrees of visual angle. In average, the subjects made $4.5 \pm 3.3\%$ and $8.8 \pm 4.0\%$ of inversion errors on the horizontal and vertical axis respectively. The usability score (SUS) for the assistive technique was in average 82 ± 16.23 , which is considered as “good” [4].

Conclusions about the second experiment

The experiment showed that visual search with tactile assistance was in average three times shorter. In addition, tactile assistance was reliable and satisfactory. Hence, this experiment clearly demonstrated the usability of the technique for assisting visual search in a cluttered environment.

4. EXP. 3: Case study with a subject with tunnel vision

In this last experiment, we aimed to order to check that the results observed with simulation also apply to visually impaired users. We repeated the experiment with a subject having a severe restricted field of view due to glaucoma.

Participant

One male of 47 years old performed the experiment. He was recruited as a volunteer in a low vision center and provided written informed consent before participating in the study in accordance with the Helsinki Declaration. He had a bilateral field of view of $10^\circ \times 15^\circ$ as a consequence of glaucoma. His visual acuity was corrected but color detection was altered. As frequently observed, the subject also presented a slow light adaptation [42].

Virtual environment, tactile display and targets

The subject was placed in the same setup as before, except for the following points. Target color was changed into a graduated color (yellow to white), and transparency was removed. In order to suppress discomfort related to slow light adaptation, we kept the luminosity within the helmet constant during the whole experiment. Obviously, the field of view was not artificially reduced with a black mask.

Experimental design and procedure

Experimental design and procedure were the same as in the previous experiment, except that light was never switched off during the trials. The subject first completed thirty trials (ten for training) without tactile assistance. Then, he completed thirty five trials (fifteen for training) with tactile assistance.

Data analysis

As in the previous experiment, we measured the duration between the vanishing of the green sphere and the key bar being pressed. It corresponds to the time needed for both the visual search and the head pointing response. Subject was free to move his eyes across the entire helmet field of view ($44^\circ \times 34^\circ$).

Results

We computed the median duration to find the target with and without tactile assistance. It was significantly reduced with tactile cues (9.4 s) compared to the control condition (27.3 s) (Wilcoxon $p < 0.001$). The usability score (SUS) for the assistive technique was in average 72.5 which is considered as a “good” device [4].

5. DISCUSSION

In the first experiment, we designed four different tactile codes rendered on a single vibrator attached to the wrist. These preview cues were rendered before any head

movement, and aimed to provide assistance for locating a target in the frontal space. The first observation was that all these different types of preview cues provide the user with an estimate of the location of a target related to the actual orientation of the head. They can all communicate an accurate knowledge about target location within an egocentred reference frame, which is similar to how spatial memory can store spatial location [40].

However, the direct comparison of the four techniques during a head pointing task with artificial tunnel vision showed that a succession of two trains of pulses rendered in a Cartesian coordinate system were more efficient and more satisfactory. In this technique, the two trains of pulses correspond to the abscissa and ordinate of the target related to the actual orientation of the head. Conceptually, an increasing number of tactile cues within the train indicates a portion of space that is further away from the actual head orientation.

In the follow-up experiment, we evaluated that most efficient and satisfactory technique in a more ecological situation. In this experiment, the users were, as in the first experiment, sighted subjects with an artificial tunnel vision. They saw a small portion of the visual field only (10° of visual angle). They had to find a small target within a cluttered living room. In this experiment, we designed a tactile display based on four different vibrators distributed around the wrist. We chose to map the four main directions onto these four different vibrators. The evaluation showed that two trains of tactile cues provided a very efficient estimate of the location of the target within the environment. Once again, it is important to note that it was not a guidance signal but a preview cue that allows estimating the target position according to the actual head orientation. The visual search in a cluttered environment was three time shorter with preview cues. The distance needed to find the target was ten times shorter, and all the subjects showed a significant reduction of searching time and distance. Another important observation is that the directions were in the vast majority of cases (more than 90%) correctly interpreted, which suggests almost no confusion in tactor discrimination around the wrist, neither in mental decoding.

During the course of the experiment, we did not observe any decrease of time or travelled distance across trials. It means that the user needed less than the fifteen trials that we used during the familiarization phase to reach a plateau of performance, which suggests an easy and quick learning of the tactile code. Finally, although it was a very low cost prototype (vibrators attached with a bandaging tape), this device received a high score of usability (82), which is a prerequisite for the acceptance of a potential assistive device. Altogether, these results show that the technique that we designed is cheap, accurate, quick to learn, and well accepted. Hence it could be a very efficient technique to communicate a priori knowledge about targets of interest within the surroundings for people with a restricted field of view.

However, it was important to validate that the model of visual impairment that we used, i.e. a restricted field of view within a VR helmet, was truthful. Different behavioral studies already showed that the model is reliable in spatial cognitive tasks [17,46] and spatial memory tasks [17,18]. Nevertheless, the model does not supplant an evaluation of the device with people with tunnel vision. They can present other visual impairments such as low contrast detection, color blindness

or visual acuity loss that are not simulated in the model [20,51]. They can also develop particular strategies for visual search during the progressive loss of their field of view. These strategies may hinder the results that we observed in this experiment. Hence, we used one subject with a restricted field of view due to glaucoma as a case study. The size of his field of view was similar to our model (10° of visual angle), but in addition, color detection was altered. The evaluation showed that he was three times faster to find a target with tactile assistance than without. This ratio is similar to the ratio observed with the model, although the visually impaired was slightly longer to find the target in both conditions. Lower contrast and color detection may explain this difference.

During debriefing, the subject mentioned that he had to pay particular attention for distinguishing which vibrator was activated. He also noticed that the train of pulses was sometimes too fast to be correctly interpreted. Nevertheless, he showed a great interest for the technique, and he said that it should be very helpful during everyday life. The SUS score that he gave (72.5) confirmed the good usability of the device.

The last step will be to evaluate the usability of the device in real conditions. The device may be integrated with smartglasses that are currently developed (e.g. Google glass®) or even on sale (see e.g. orcam®). All these devices are able to recognize and locate targets of interest, and then compute their location relative to head orientation. Algorithms in computer vision are in constant progress, and already perform faces and objects recognition with accuracy. It is especially possible to distinguish thousands of objects on the base of real time images [11]. Targets of interest could be either detected on demand (vocal command), or suggested by the device itself (e.g. potential obstacles or common targets), increasing the awareness of the environment. Finally, a commercial version of the homemade tactile display that we attached on the wrist could easily be integrated into a smartwatch bracelet and addressed with a Bluetooth connection. A recent survey highlighted the increasing interest that visually impaired people show for smartphones and wearable devices [50]. It is also interesting to note that in addition to visual search, a tactile display on the wrist may be useful in many other everyday situations such as pedestrian navigation [6] or transportation [8].

6. ACKNOWLEDGEMENT

The authors thank X, Y and Z for valuable help during the development of the behavioral tasks. This work was supported by a grant from the XXXXX and XXXXX.

7. REFERENCES

1. Auvray, M., Hanneton, S., and O'Regan, J.K. Learning to perceive with a visuo-auditory substitution system: localisation and object recognition with 'the vOICe'. *Perception* 36, 3 (2007), 416–30.
2. Bach-Y-Rita, P., Collins, C.C., Saunders, F.A., White, B., and Scadden, L. Vision Substitution by Tactile Image Projection. *Nature* 221, 5184 (1969), 963–964.
3. Bach-y-Rita, P., Kaczmarek, K.A., Tyler, M.E., and Garcia-Lara, J. Form perception with a 49-point electrotactile stimulus array on the tongue: a technical note. *Journal of rehabilitation research and development* 35, 4 (1998), 427–430.
4. Bangor, A., Kortum, P.T., and Miller, J.T. An Empirical Evaluation of the System Usability Scale. *International Journal of Human-Computer Interaction* 24, 6 (2008), 574–594.
5. Brewster, S. and Brown, L.M. Tactons: structured tactile messages for non-visual information display. *AUIC'04 Proceedings of the fifth conference on Australasian user interface*, Australian Computer Society, Inc. (2004), 15–23.
6. Brock, A., Kammoun, S., Macé, M., and Jouffrais, C. Using wrist vibrations to guide hand movement and whole body navigation. *I-Com* 13, 3 (2014), 19–28.
7. Brooks, D.I., Rasmussen, I.P., and Hollingworth, A. The nesting of search contexts within natural scenes: evidence from contextual cuing. *Journal of experimental psychology: Human perception and performance* 36, 6 (2010), 1406–18.
8. Brunet, L., Megard, C., Paneels, S., et al. "Invitation to the voyage": The design of tactile metaphors to fulfill occasional travelers' needs in transportation networks. *2013 World Haptics Conference (WHC)*, (2013), 259–264.
9. Cassinelli, A., Reynolds, C., and Ishikawa, M. Augmenting spatial awareness with Haptic Radar. *2006 10th IEEE International Symposium on Wearable Computers*, IEEE (2006), 61–64.
10. Chen, H., Santos, J., Graves, M., Kim, K., and Tan, H.Z. Tactor localization at the wrist. *Proceedings of the EuroHaptics 2008 Conference*, (2008), 209–218.
11. Dean, T., Ruzon, M.A., Segal, M., Shlens, J., Vijayanarasimhan, S., and Yagnik, J. Fast, Accurate Detection of 100,000 Object Classes on a Single Machine. *Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), 2013 IEEE Conference on*, (2013), 1814–1821.
12. Dramas, F., Oriola, B., Katz, B.F.G., Thorpe, S.J., and Jouffrais, C. Designing an assistive device for the blind based on object localization and augmented auditory reality. *Proceedings of the 10th international ACM SIGACCESS conference on Computers and accessibility - Assets '08*, (2008), 263–264.
13. Van Erp, J. Presenting directions with a vibrotactile torso display. *Ergonomics* 48, 3 (2005), 302–13.
14. Van Erp, J.B.F., Van Veen, H.A.H.C., Jansen, C., and Dobbins, T. Waypoint navigation with a vibrotactile waist belt. *ACM Transactions on Applied Perception* 2, 2 (2005), 106–117.
15. Fiannaca, A., Morelli, T., and Folmer, E. Haptic target acquisition to enable spatial gestures in nonvisual displays. *Proceedings of Graphics Interface 2013*, (2013), 213–219.

16. Folmer, E. and Morelli, T. Spatial gestures using a tactile-proprioceptive display. *Proceedings of the Sixth International Conference on Tangible, Embedded and Embodied Interaction 1*, (2012), 139–142.
17. Fortenbaugh, F.C., Hicks, J.C., Hao, L., and Turano, K. a. Losing sight of the bigger picture: peripheral field loss compresses representations of space. *Vision research* 47, 19 (2007), 2506–20.
18. Fortenbaugh, F.C., Hicks, J.C., and Turano, K. a. The effect of peripheral visual field loss on representations of space: evidence for distortion and adaptation. *Investigative ophthalmology & visual science* 49, 6 (2008), 2765–72.
19. Fox, C.R. Low vision rehabilitation for patients with severe glaucoma. In *Principles and Practice of Ophthalmology*. 2000, 3031–3043.
20. Gawande, a a, Donovan, W.J., Ginsburg, a P., and Marmor, M.F. Photoaversion in retinitis pigmentosa. *The British journal of ophthalmology* 73, 2 (1989), 115–120.
21. Geldard, F. a. Adventures in tactile literacy. *American Psychologist* 12, 3 (1957), 115–124.
22. Grover, S., Fishman, G.A., and Brown, J. Patterns of visual field progression in patients with retinitis pigmentosa. *Ophthalmology* 105, (1998), 1069–1075.
23. Henriques, D.Y.P., Medendorp, W.P., Khan, A.Z., and Crawford, J.D. Visuomotor transformations for eye-hand coordination. *Progress in brain research* 140, (2002), 329–40.
24. Henze, N., Heuten, W., and Boll, S. Non-intrusive somatosensory navigation support for blind pedestrians. *Proc. of Eurohaptics*, (2006).
25. Herse, P. Retinitis pigmentosa: visual function and multidisciplinary management. *Clinical & experimental optometry : journal of the Australian Optometrical Association* 88, 5 (2005), 335–50.
26. Heuten, W., Henze, N., Boll, S., and Pielot, M. Tactile wayfinder: A non-visual support system for wayfinding. *Proceedings of the 5th Nordic conference on Human-computer interaction: building bridges*, ACM Press (2008), 172.
27. Hoggan, E., Crossan, a., Brewster, S. a., and Kaaresoja, T. Audio or tactile feedback: which modality when? (2009), 2–5.
28. Jones, C.M., Gray, R., Spence, C., and Tan, H.Z. Directing visual attention with spatially informative and spatially noninformative tactile cues. *Experimental brain research* 186, 4 (2008), 659–69.
29. Katz, B.F.G., Dramas, F., Parseihian, G.G. etan, et al. NAVIG: Guidance system for the visually impaired using virtual augmented reality. *Technology and Disability* 24, 2 (2012), 163–178.
30. Katz, B.F.G., Kammoun, S., Parseihian, G.G., et al. NAVIG : Augmented reality guidance system for the visually impaired. *Virtual Reality Journal* 16, 3 (2012), 253–269.
31. Kozlowski, J.M.D. and Jalkh, A.E. An Improved Negative-Lens Field Expander for Patients With Concentric Field Constriction. *Archives of Ophthalmology* 103, 3 (1985), 326–326.
32. Krefman, R.A. Reversed telescopes on visual efficiency scores in field-restricted patients. *American journal of optometry and physiological optics* 58, 2 (1981), 159–62.
33. Kuyk, T.K., Liu, L., and Fuhr, P.S.W. Feature search in persons with severe visual impairment. *Vision Research* 45, (2005), 3224–3234.
34. Lehtinen, V., Oulasvirta, A., Salovaara, A., and Nurmi, P. Dynamic tactile guidance for visual search tasks. *Proceedings of the 25th annual ACM symposium on User interface software and technology - UIST '12*, (2012), 445.
35. Lenay, C., Gapenne, O., Hanneton, S., Marque, C., and Genouëlle, C. Sensory substitution: limits and perspectives. In *Touching for knowing: cognitive psychology of haptic manual perception*. Yvette, Hatwell, 2003, 320.
36. Lindeman, R., Yanagida, Y., Sibert, J.L., and Lavine, R. Effective vibrotactile cueing in a visual search task. *Proceedings of the ninth IFIP TC13 international conference on Human-computer interaction (INTERACT 2003)*, (2003), 89–96.
37. Lowe, J. and Drasdo, N. Patient's Responses to Retinitis Pigmentosa. *Optometry & Vision Science* 69, 3 (1992), 182–185.
38. Makous, J.C., Friedman, R.M., and Vierck, C.J. A critical band filter in touch. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 15, April (1995), 2808–2818.
39. Matscheko, M., Ferscha, A., Riener, A., and Lehner, M. Tactor placement in wrist worn wearables. *International Symposium on Wearable Computers (ISWC) 2010*, (2010), 1–8.
40. Medendorp, W.P., Beurze, S.M., Van Pelt, S., and Van Der Werf, J. Behavioral and cortical mechanisms for spatial coding and action planning. *Cortex* 44, (2008), 587–597.
41. Nakashima, R. and Shioiri, S. Why do we move our head to look at an object in our peripheral region? Lateral viewing interferes with attentive search. *PLoS ONE* 9, 3 (2014).
42. Nelson, P., Aspinall, P., and O'Brien, C. Patients' perception of visual impairment in glaucoma: a pilot study. *The British journal of ophthalmology* 83, 5 (1999), 546–552.
43. Ngo, M.K. and Spence, C. Auditory, tactile, and multisensory cues facilitate search for dynamic visual stimuli. *Attention, perception & psychophysics* 72, 6 (2010), 1654–65.
44. Oron-Gilad, T., Downs, J.L., Gilson, R.D., and Hancock, P. a. Vibrotactile Guidance Cues for Target

- Acquisition. *IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics, Part C (Applications and Reviews)* 37, 5 (2007), 993–1004.
45. Smith, N.D., Crabb, D.P., and Garway-Heath, D.F. An exploratory study of visual search performance in glaucoma. *Ophthalmic & physiological optics : the journal of the British College of Ophthalmic Opticians (Optometrists)* 31, 3 (2011), 225–32.
 46. Turano, K. a., Yu, D., Hao, L., and Hicks, J.C. Optic-flow and egocentric-direction strategies in walking: Central vs peripheral visual field. *Vision Research* 45, 25-26 (2005), 3117–3132.
 47. Vargas-Martin, F. and Peli, E. Augmented-view for restricted visual field: multiple device implementations. *Optometry & Vision Science* 79, 11 (2002), 715–723.
 48. Wolfe, J.M. What can 1,000,000 trials tell us about visual search? *Psychological Science* 9, 1 (1998), 33–39.
 49. Woods, R.L., Giorgi, R.G., Berson, E.L., and Peli, E. Extended wearing trial of Trifield lens device for ‘tunnel vision’. *Ophthalmic & physiological optics : the journal of the British College of Ophthalmic Opticians (Optometrists)* 30, 3 (2010), 240–52.
 50. Ye, H., Malu, M., Oh, U., and Findlater, L. Current and Future Mobile and Wearable Device Use by People With Visual Impairments. *CHI 2014*, (2014), 3123–3132.
 51. Young, R.S.L. and Fishman, G.A. Sensitivity losses in a long wavelength sensitive mechanism of patients with retinitis pigmentosa. *Vision Research* 22, 1 (1982), 163–172.

VI) Discussion et perspectives

Plus de 70 millions de personnes sont actuellement atteintes de rétinites pigmentaires ou de glaucomes. L'absence de traitement existant, le manque de diagnostics précoces et le vieillissement de la population des pays industrialisés font que ce nombre est en constante augmentation. On estime qu'en 2020, près de 80 millions de personnes seront atteints de glaucome uniquement (Quigley & Broman, 2006). L'ensemble de ces personnes devra faire face à une restriction progressive du champ visuel, aboutissant à la perte de la vision périphérique et à la formation d'une vision dite tubulaire. La perte de la vision périphérique est associée à des troubles physiologiques et cognitifs: la vision en condition scotopique devient limitée, l'adaptation aux changements de luminosité est plus longue, l'acuité visuelle diminue et les représentations spatiales sont altérées. Si le rôle de la vision périphérique est assez bien décrit dans l'adaptabilité à la lumière et à la vision nocturne, il est beaucoup moins clair en ce qui concerne les représentations spatiales. Pourtant, l'altération des représentations spatiales entraîne de nombreuses difficultés dans des tâches quotidiennes comme la navigation et la localisation d'objets. Définir le(s) rôle(s) de la vision périphérique dans la construction de représentations spatiales doit permettre de mieux caractériser la cause des déficits engendrés par son absence, étape importante pour le développement de dispositifs spécifiquement adaptés à la vision tubulaire.

6.1) La perception en vision périphérique est égocentrée

Dans cette optique, je me suis d'abord intéressé à éclaircir les relations entre vision périphérique et représentations spatiales égocentrées. J'ai participé à l'élaboration d'une étude psychophysique réalisée chez l'Homme où il était demandé aux sujets d'exécuter un mouvement de la main suite à l'apparition de cibles visuelles situées en périphérie du champ visuel. En manipulant la direction du regard, ces cibles visuelles étaient situées soit droit-devant, soit excentrées par rapport à l'axe tête-tronc des sujets. L'observation des temps de réaction de réponses motrices a permis de mettre en évidence un traitement privilégié de la région du droit-devant par la vision périphérique. Par ailleurs, la réalisation de la tâche monoculaire a pu mettre en évidence que les indices visuels binoculaires, et

particulièrement les disparités verticales entre l'image de la rétine gauche et droite, ne sont pas nécessaires dans le traitement privilégié des objets placés droit-devant. Ces résultats sont en adéquation avec une étude précédente réalisée chez le singe en électrophysiologie, montrant que les neurones de l'aire V1 chez le singe rhésus codant pour la périphérie du champ visuel répondent préférentiellement à la région du droit-devant (J. B. Durand et al., 2010). Cela suggère que des objets situés droit-devant évoquent des réponses neuronales plus importantes que des objets excentrés, permettant des réponses comportementales plus rapides. Une récente étude réalisée en IRMf chez l'Homme a d'ailleurs confirmé l'implication du cortex visuel précoce dans le traitement visuel privilégié du droit-devant (Strappini et al., 2014). Une comparaison directe entre les deux espèces par imagerie fonctionnelle permettrait de faire directement le lien entre les réponses comportementales observées chez l'Homme et les réponses neuronales mesurées chez le singe.

Le traitement privilégié du droit-devant par la vision périphérique laisse suggérer une composante égocentrée, dépendante de la position du corps, dans le traitement des signaux visuels provenant du champ de vue périphérique. Une importante question réside cependant dans l'axe de référence du droit-devant. Dans cette étude, le droit-devant était défini par rapport aux axes de la tête et du tronc. Cependant, de nombreuses situations écologiques entraînent une dissociation de ces axes, par exemple lorsque nous tournons la tête. La direction droit-devant privilégiée est-elle alors définie par l'axe de la tête, du tronc, ou par une direction intermédiaire entre ces deux axes ? Des études menées principalement chez les patients hémis-négligeant ont montré l'importance de la position du corps dans l'attention visuo-spatiale (Karnath, Schenkel, & Fischer, 1991; Ventre, Flandrin, & Jeannerod, 1984). La rotation du corps dirigée vers la région de l'espace négligé augmente l'exploration et la détection de cible. Chez les personnes saines, les résultats sont plus contrastés. Certaines études ont montré une influence de l'orientation du tronc sur les performances de détection de cibles, situées soit droit-devant cet axe, soit excentrées (Grubb & Reed, 2002; Hasselbach-Heitzeg & Reuter-Lorenz, 2002), mais ces résultats n'ont pas pu être répliqués (J. Chen & Niemeier, 2014). Cela suggère que l'axe du corps pourrait n'avoir qu'un rôle limité dans la définition du droit-devant privilégié en vision périphérique. Il est aussi envisageable que l'importance relative des repères cranio- et tronc-centrés soit modulée par le type de tâche exécuté. La présentation de cible le long de l'axe du tronc semble par exemple

présenter de meilleures réponses visuo-motrices si les sujets sont en mouvements (Grubb et al., 2008). D'avantage de recherches doivent donc être menées pour mieux caractériser le rôle de chaque axe.

Si la modulation des gains de réponses neuronales dans V1 permet une détection plus rapide des cibles droit-devant situées en périphérie du champ visuel, il est possible que d'autres réponses comportementales soient améliorées. Le traitement privilégié du droit-devant pourrait abaisser les seuils de détection au contraste, améliorer la discrimination d'orientation ou encore réduire les « effets de crowding ». L'amélioration de ces réponses comportementales pourrait ensemble jouer un rôle important dans le traitement de l'information droit-devant, qui est une portion de l'espace écologiquement importante, source de nombreuses interactions avec l'environnement et d'obstacles potentiels.

Un des rôles majeurs de la vision périphérique est le guidage des yeux servant à aligner, au moyen de saccades oculaires, la fovéa avec des régions d'intérêt de l'environnement visuel. Un meilleur traitement visuel de l'espace droit-devant pourrait permettre de diriger plus efficacement le regard vers cette zone. D'ailleurs, il a d'ores et déjà été montré que les saccades de recentrage (centripètes) étaient plus rapides que les saccades augmentant l'excentricité du regard (centrifuges) (Pelisson & Prablanc, 1988). En utilisant des pro-saccades et des anti-saccades impliquant la détection de cibles droit-devant ou excentrées en vision périphérique, j'ai pu montrer une double dissociation mettant en lumière des implications à la fois sensorielle et motrice dans la supériorité dynamique des saccades dirigées vers le droit-devant. En moyenne, la latence d'initialisation de la réponse oculomotrice était 5 msec plus rapide pour des cibles droit-devant que pour des cibles excentrées, alors qu'il n'y avait pas de différence significative sur la latence des saccades centripètes et centrifuges. Bien que cet effet sensoriel puisse être considéré comme faible, ces résultats ont été répliqués dans le cadre d'une collaboration avec l'Institut du cerveau et de la moelle épinière attestant de la robustesse de cet effet. Il est difficile d'imaginer un rôle écologique à cette différence minime. Cependant, il est possible que la force de l'effet soit modulée par les conditions expérimentales. Ici les stimuli utilisés étaient de forme carrée et présentaient un fort contraste avec l'arrière-plan. Pourtant dans l'environnement, il n'est pas rare de faire face à des obstacles moins visibles comme par exemple des branches d'arbres lors d'une balade en forêt. Dans une situation en mouvement avec des obstacles

potentiellement dangereux, il n'est pas impossible que cet effet soit plus prononcé et joue un réel rôle fonctionnel.

En conclusion, les travaux menés ont mis en évidence l'intégration de signaux égocentrés en vision périphérique, permettant un traitement privilégié des éléments de la scène visuelle auxquels nous faisons face. Ces résultats apportent un nouvel éclairage sur la vision périphérique et sur la dynamique des saccades de recentrage, jusqu'alors principalement expliquée par des phénomènes oculo-moteurs. Ces résultats permettent d'envisager de nouveaux dispositifs d'assistance pour des personnes atteintes de vision tubulaire, prenant en compte l'importance écologique particulière de la région du droit-devant, comme le fait la vision périphérique. Une autre application potentielle concerne les personnes atteintes de dégénérescence maculaire liée à l'âge (DMLA) n'ayant que la vision périphérique ; elles pourraient orienter leur tête et leur corps de façon à placer des éléments d'intérêts droit-devant elles, et améliorer ainsi la rapidité de détection d'objets. Cela serait particulièrement utile si le traitement privilégié du droit-devant mis en évidence ici, améliorerait aussi la discrimination visuelle, facilitant potentiellement de nombreuses tâches du quotidien dont la lecture.

6.2) La vision périphérique participe activement au codage allocentré

Dans la deuxième partie de la thèse, je me suis intéressé au rôle de la vision périphérique dans la construction de représentations allocentrées. Si la perte de la vision périphérique semble perturber ce type de représentation (Fortenbaugh et al., 2007, 2008; Turano et al., 2005), il est régulièrement mentionné que seuls les indices locaux, proches d'objets d'intérêts, sont pris en compte dans le codage allocentré (Diedrichsen et al., 2004; Fiehler et al., 2014; Krigolson & Heath, 2004; van Asselen & Castelo-Branco, 2009). Afin de mieux comprendre l'origine des déficits de représentations spatiales allocentrées en absence de vision périphérique, j'ai cherché à clarifier la portée d'un codage allocentré entre une cible présente en vision centrale et les indices visuels qui l'entourent. Si ce codage ne se limite pas qu'aux alentours proches de la cible, mais qu'il peut faire intervenir des objets lointains, il est alors possible d'envisager un rôle fonctionnel de la vision périphérique dans

ce codage allocentré. Quelques études laissent suggérer que des indices globaux naturels sont utilisés pour mémoriser la position d'objet dans l'espace (Brockmole et al., 2006; Brooks et al., 2010). Cependant, ces études ne contrôlaient pas la distance angulaire entre la cible et les indices visuels. J'ai donc élaboré une étude durant laquelle les sujets devaient exécuter une saccade et pointer la position de la cible par le biais d'un laser après une brève observation d'une cible présentée sur une scène visuelle naturelle. En contrôlant précisément la distance des indices par rapport à la cible, les résultats ont montré que des indices visuels placés à plus de 10 degrés de la cible participaient au codage allocentré d'une cible (Camors et al., 2015).

A ma connaissance, seule l'étude de Krigolson et collaborateurs, (2007) avait spécifiquement contrôlé la portée du codage allocentré. Ces auteurs ont montré que les indices visuels amélioraient la précision de pointage jusqu'à 6 degrés d'excentricité. Au-delà de cette distance, les indices visuels ne présentaient aucun bénéfice dans les réponses de pointage, suggérant un rôle limité de la vision périphérique. Ces résultats semblent en contradiction avec mes observations, mais plusieurs points méthodologiques importants différencient les deux études. Krigolson et collaborateurs ont quantifié l'influence des indices visuels en mesurant les erreurs de pointages (déviations standard). En appliquant uniquement cette méthode, mes observations auraient aussi montré que les indices visuels n'avaient pas d'influence pour une distance supérieure ou égale à 5 degrés. Cependant grâce à une subtile manipulation des indices visuels durant la phase de pointage, j'ai pu observer que les réponses de pointages suivaient aussi le déplacement implicite des indices visuels. Les réponses de pointages répercutaient ce déplacement même pour des indices visuels étant situés à plus de 10 degrés d'excentricité.

Dans l'étude de Krigolson et collaborateurs, les indices visuels étaient constitués de seulement 4 cercles lumineux placés autour de la cible. Or dans notre étude, de nombreux indices visuels étaient disponibles dans les scènes naturelles. Si la quantité d'indices pourrait expliquer les différences de portée du codage allocentré, il est possible que la nature même de ces indices soit aussi un facteur important dans ces différences. Il a été montré que malgré un encombrement d'indices similaires, la présentation de scènes naturelles permettait le codage allocentrique d'une cible plus rapidement qu'avec la présentation de scènes artificielles de type fractale (Goujon, Brockmole, & Ehinger, 2012). Cela suppose que

la nature de l'information joue un rôle important dans la construction de représentations allocentrées et qu'il est donc important d'utiliser des conditions d'expériences les plus proches possibles de situations réelles.

Si le bref aperçu d'un objet dans une scène visuelle permet un codage allocentré recrutant des indices visuels situés à plus de 10 degrés d'excentricité, il est possible que la vision périphérique joue un rôle important dans ce processus. Cependant, est-ce que ce codage allocentré fait appel à des indices périphériques si de nombreux autres indices centraux sont présents ? Pour répondre à cette question, j'ai réalisé une étude complémentaire de recherche visuelle impliquant des scènes visuelles naturelles. Après un bref aperçu (200 msec) de la cible (T inversé/L) et des indices visuels plus ou moins proches présentés au centre de l'écran, les sujets devaient localiser le plus rapidement possible cette cible au sein de la totalité d'une scène visuelle naturelle projetée en large champs (180x45°) sur un écran semi-circulaire. Il est apparu que malgré la présence de nombreux indices visuels à proximité de la cible, l'ajout d'indices plus périphériques (>5° d'excentricité) induisait une amélioration des performances en recherche visuelle (Camors, Agdazahou, Jouffrais, & Durand, 2014). Ainsi, durant une unique et brève fixation d'un objet, des indices situés en périphérie sont pris en compte d'une certaine manière dans le codage allocentré de la position de cet objet.

Une question importante reste cependant en suspens. Quels sont les types d'informations extraits par la vision périphérique et utilisés dans les représentations allocentrées ? Ces informations sont-elles de bas niveau (contours, textures, etc...) ou plutôt de haut niveau comme la catégorisation des scènes visuelles ou encore la détection d'objets en soit ? Connaître la portée du codage allocentré permet d'envisager des expériences complémentaires où le type d'information serait modulé.

Il avait été préalablement noté qu'en absence de vision périphérique, un nombre plus important de saccades était nécessaire pour observer plusieurs objets d'intérêts placés dans un même environnement (Yamamoto & Philbeck, 2012). Le jugement de position des objets présentant un taux d'erreur plus important avec un champ visuel réduit, les auteurs ont suggéré que l'origine de ces déficits était due à l'impossibilité d'exécuter des mouvements oculaires précis entre ces objets. Les relations spatiales entre ces objets

seraient alors principalement construites durant les phases de recherche visuelle et non durant les phases de fixation. La vision périphérique ne jouerait alors qu'un rôle indirect dans la construction des représentations allocentrées, en guidant les saccades de façon efficace d'objet à objet. Mes observations suggèrent que la vision périphérique peut aussi jouer un rôle direct dans les constructions de ces représentations et ce, durant les phases de fixation.

On pourrait alors penser qu'au cours de l'exploration d'une scène visuelle, la représentation mentale de cette scène se construise au fur et à mesure des phases de saccades et de fixations, durant lesquelles la vision périphérique assurerait à la fois le guidage précis des saccades entre les objets, et le lien entre ces objets avec le reste de la scène visuelle. Cependant, plusieurs études ont montré que durant l'observation d'une scène visuelle, la fixation de distracteurs durant cette observation ne permettait pas d'accélérer leurs futures recherches. (Kit et al., 2014; Oliva, Wolfe, & Arsenio, 2004; M. L. H. Võ & Wolfe, 2013; Wolfe et al., 2011 mais voir Hollingworth, 2004, 2012b). La construction de la représentation de la scène observée semble donc être très dépendante de la tâche exécutée et de l'environnement observé.

Savoir que la vision périphérique est capable de recruter des indices à plus de 10 degrés d'excentricité durant la fixation d'un objet permet d'imaginer de nouveaux dispositifs de suppléance pour les personnes atteintes de vision tubulaire sévère. Il est possible d'envisager un dispositif capable de communiquer, durant la fixation d'objets, les indices visuels périphériques clés nécessaires aux bons codages allocentrés. L'utilisation de neuroprothèses visuelles stimulant la région périphérique des aires visuelles bas ou hauts niveaux pourrait être un bon moyen de communiquer ces informations. Cependant, la réalisation d'un tel dispositif d'assistance nécessite à la fois de mieux comprendre quels sont les types d'indices utilisés et surtout, réaliser des neuroprothèses capables de stimuler précisément des régions du cortex visuel, afin de communiquer avec exactitude la localisation des indices visuels avoisinants.

Pour éclaircir davantage le rôle de la vision périphérique et le type d'information extrait par cette dernière, il est primordial de tendre vers des d'expériences toujours plus écologiques. L'usage de scènes visuelles artificielles a l'avantage de contrôler précisément le

type et la quantité d'informations présentées, mais les comportements observés semblent souvent peu en adéquation avec ceux observés en présence de stimuli naturels. De plus, les tâches comportementales utilisées durant les expériences psychophysiques ne sont pas toujours représentatives des tâches du quotidien. La succession d'essais impliquant de brèves présentations de scènes doit certainement influencer la construction et l'utilisation des relations spatiales. L'émergence de la réalité virtuelle permet cependant d'envisager de tous nouveaux protocoles, proches de situations écologiques (Kit et al., 2014). Capable de plonger les sujets dans un environnement complexe simulant des environnements naturels, la réalité virtuelle aujourd'hui enrichie de dispositifs d'oculométrie, permet de contrôler précisément ce qui est présenté et de mesurer ce qui est observé par les sujets⁵. Il sera même bientôt possible d'interagir facilement avec l'environnement virtuel, permettant d'imaginer des tâches de saisie motivant des recherches visuelles plus naturelles. La réalité virtuelle est aussi un outil idéal pour simuler et mesurer l'apport possible des futures neuroprothèses. Par exemple, elle peut simuler les phosphènes générés par des neuroprothèses, permettant d'évaluer sans aucune opération invasive, la taille des matrices d'électrode nécessaire pour restaurer certaines fonctions visuelles (M. P. Barry & Dagnelie, 2011).

6.3) Une interface tactile aux services des personnes atteintes de vision tubulaire.

L'objectif premier de ma thèse était de caractériser l'influence de la vision périphérique dans la construction de représentations spatiales en vue de suppléer son absence chez les personnes atteintes de vision tubulaire. Si mes résultats permettent d'imaginer de nouveaux dispositifs d'assistances capables d'assurer ce rôle, de nombreuses recherches supplémentaires doivent être menées, tant sur la vision périphérique que sur les technologies de neuroprothèse. Malgré cela, le nombre de dispositifs d'assistance pour vision tubulaire étant si faible, il est possible d'envisager des dispositifs plus modestes, capables tout de même de faciliter le quotidien des personnes atteintes. Dans ce but, j'ai développé une nouvelle interface capable de communiquer la position dans l'espace

⁵ <http://www.getfove.com/>

d'objets d'intérêt. Cette interface a pour objectif de faciliter les recherches visuelles, régulièrement mentionnées comme étant une tâche difficile et chronophage avec une vision tubulaire (Lowe & Drasdo, 1992; Viswanathan, 1999). Elle utilise la modalité tactile pour éviter toute surcharge d'informations visuelles et auditives naturellement présentes dans l'environnement et utilisées par ces déficients visuels.

J'ai dans un premier temps imaginé plusieurs approches tactiles capables de communiquer une localisation spatiale. Je les ai évaluées durant une tâche de pointage où j'ai observé la précision de l'information de position interprétée par les utilisateurs ainsi que leurs utilisabilités par le biais d'un questionnaire de satisfaction. La meilleure approche tactile a été ensuite évaluée par des sujets sains dans une tâche de recherche visuelle impliquant de retrouver une cible placée dans un environnement virtuel complexe, avec une vision tubulaire de 10° simulée par réalité virtuelle. L'approche tactile choisie est constituée de 4 petits vibreurs placés sur le poignet de l'utilisateur, indiquant à la fois une position horizontale et une position verticale. Les résultats ont montré que communiquer la position précise des objets par l'interface tactile en amont de la recherche visuelle permettait d'accélérer par trois cette dernière. Des résultats similaires ont été observés chez une personne atteinte de vision tubulaire entraînée par un glaucome. Cette personne a d'ailleurs souligné son fort intérêt pour cette interface, désirant pouvoir l'expérimenter au quotidien.

L'interface tactile que j'ai développée a donc un intéressant potentiel pour les personnes atteintes de vision tubulaire mais elle doit être intégrée à un dispositif d'assistance complet. Communiquer la position de cibles d'intérêt dans un environnement nécessite en effet deux points importants : connaître quelles sont les cibles d'intérêts, et quelles sont leur position dans l'espace. Ces points ne font cependant pas l'objet de limitations technologiques majeures. Les progrès de la reconnaissance vocale par ordinateur permettent déjà aux utilisateurs de Smartphone de nombreuses interactions avec un assistant vocal comme Siri®, Cortana® ou Google Now®. Ces assistants vocaux permettent de comprendre de nombreuses requêtes vocales de l'utilisateur et il serait tout à fait envisageable que ces assistants soient capables de comprendre précisément quel est l'objet recherché. Au-delà de ces cibles explicitement recherchées par l'utilisateur, le dispositif pourrait être aussi autonome et indiquer certains obstacles potentiels ou cibles récurrentes. Pour ce faire, le dispositif d'assistance pourrait de façon automatique détecter précisément

et en temps réel de nombreuses cibles dans l'environnement grâce à la vision par ordinateur. La vision par ordinateur permet déjà de détecter certains objets et personnes et fait actuellement l'objet d'importantes recherches de la part des géants industriels tels que Microsoft ou Google (Dean et al., 2013). L'usage de caméras de lunettes intelligentes couplées à des algorithmes performants de vision par ordinateur pourrait donc détecter les cibles d'intérêts dans l'environnement et transmettre leur position à l'interface tactile. Ces lunettes intelligentes de types Google glass, possèdent d'ailleurs déjà un micro capable de reconnaissance vocale. Ainsi le dispositif d'assistance complet intégrerait une paire de lunettes intelligente (pour enregistrer l'environnement et les requêtes de l'utilisateur), un smartphone (capable de faire fonctionner les algorithmes de vision par ordinateur) et l'interface tactile que j'ai développée qui peut facilement s'intégrer dans un bracelet de montre, voire même utiliser des montres vibrantes. Ces appareils nécessaires au développement de ce dispositif d'assistance sont d'ores et déjà existants et bien acceptés par les déficients visuels (Ye et al., 2014), ce qui laisse penser que ce dispositif d'assistance pourrait être rapidement développé et utilisé par les personnes atteintes de vision tubulaire.

VII) Conclusion

Durant ma thèse je me suis efforcé d'adopter une approche pluridisciplinaire associant recherches fondamentales et appliquées dans le but de caractériser et suppléer les fonctions de la vision périphérique dans les représentations spatiales. Cela m'a permis d'éclaircir le rôle de la vision périphérique dans les représentations égocentrées et allocentrées, et de développer une interface adaptée, potentiellement capable de simplifier le quotidien des personnes atteintes de vision tubulaire. De nombreux progrès restent à réaliser pour venir à bout de cette pathologie et des difficultés associées.

VIII) Bibliographie

- Al-Atabany, W. I., Tong, T., & Degenaar, P. a. (2010). Improved content aware scene retargeting for retinitis pigmentosa patients. *Biomedical Engineering Online*, 9, 52. doi:10.1186/1475-925X-9-52
- Alexander, K. R., Derlacki, D. J., & Fishman, G. a. (1995). Visual acuity vs letter contrast sensitivity in retinitis pigmentosa. *Vision Research*, 35(10), 1495–1499. doi:10.1016/0042-6989(95)98729-S
- Almasieh, M., Wilson, A. M., Morquette, B., Cueva Vargas, J. L., & Di Polo, A. (2012). The molecular basis of retinal ganglion cell death in glaucoma. *Progress in Retinal and Eye Research*, 31(2), 152–81. doi:10.1016/j.preteyeres.2011.11.002
- Andersen, R. A., Essick, G. K., & Siegel, R. M. (1985). Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science (New York, N.Y.)*, 230, 456–458. doi:10.1126/science.4048942
- Andersen, R. A., & Mountcastle, V. B. (1983). The influence of the angle of gaze upon the excitability of the light-sensitive neurons of the posterior parietal cortex. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 3(3), 532–548.
- Anderson, S. J., Mullen, K. T., & Hess, R. F. (1991). Human peripheral spatial resolution for achromatic and chromatic stimuli: limits imposed by optical and retinal factors. *The Journal of Physiology*, 442, 47–64.
- Arno, P., Capelle, C., Wanet-Defalque, M. C., Catalan-Ahumada, M., & Veraart, C. (1999). Auditory coding of visual patterns for the blind. *Perception*, 28(8), 1013–29. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10664751>
- Auvray, M., Hanneton, S., & O'Regan, J. K. (2007). Learning to perceive with a visuo-auditory substitution system: localisation and object recognition with “the vOICe”. *Perception*, 36(3), 416–30.
- Azzopardi, P., & Cowey, a. (1996). Models of ganglion cell topography in the retina of macaque monkeys and their application to sensory cortical scaling. *Neuroscience*, 72(3), 617–625. doi:10.1016/0306-4522(95)00588-9
- Azzopardi, P., Jones, K. E., & Cowey, A. (1999). Uneven mapping of magnocellular and parvocellular projections from the lateral geniculate nucleus to the striate cortex in the macaque monkey. *Vision Research*, 39, 2179–2189. doi:10.1016/S0042-6989(98)00319-8
- Bach-Y-Rita, P., Collins, C. C., Saunders, F. A., White, B., & Scadden, L. (1969). Vision Substitution by Tactile Image Projection. *Nature*, 221(5184), 963–964. doi:10.1038/221963a0

- Bach-y-Rita, P., & W. Kercel, S. (2003). Sensory substitution and the human–machine interface. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(12), 541–546. doi:10.1016/j.tics.2003.10.013
- Baizer, J. S., Ungerleider, L. G., & Desimone, R. (1991). Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 11(January), 168–190. doi:10.3389/fphys.2014.00280
- Barry, M. P., & Dagnelie, G. (2011). Simulations of Prosthetic Vision. In *Visual Prosthetics* (Springer., pp. 319–341). doi:10.1007/978-1-4419-0754-7_16
- Barry, S. R., Bloomberg, J. J., & Huebner, W. P. (1997). The effect of visual context on manual localization of remembered targets. *Neuroreport*, 8(2), 469–73.
- Battaglia, P. W., Jacobs, R. a, & Aslin, R. N. (2003). Bayesian integration of visual and auditory signals for spatial localization. *Journal of the Optical Society of America. A, Optics, Image Science, and Vision*, 20(7), 1391–7.
- Battaglini, P. P., Galletti, C., & Fattori, P. (1993). Functional properties of neurons in area V1 of awake macaque monkeys: peripheral versus central visual field representation. *Archives Italiennes de Biologie*, 131(4), 303–15.
- Bayle, D. J., Schoendorff, B., Hénaff, M.-A., & Krolak-Salmon, P. (2011). Emotional facial expression detection in the peripheral visual field. *PloS One*, 6(6), e21584. doi:10.1371/journal.pone.0021584
- Berson, E. L., Mehafeey, L., & Rabin, A. R. (1973). A Night Vision Device as an Aid for Patients With Retinitis Pigmentosa. *Archives of Ophthalmology*, 90(2), 112–116. doi:10.1001/archophth.1973.01000050114008
- Berson, E. L., Rosner, B., Sandberg, M. A., Hayes, K. C., Nicholson, B. W., Wiegel-DiFranco, C., & Willett, W. (1993). Vitamin A Supplementation for Retinitis Pigmentosa. *Archives of Ophthalmology*, 111(11), 1456. doi:10.1001/archophth.1993.01090110014001
- Black, A. A., Lovie-Kitchin, J. E., Woods, R. L., Arnold, N., Byrnes, J., & Murrish, J. (1997). Mobility performance with retinitis pigmentosa. *Clinical and Experimental Optometry*, 80(1), 1–12.
- Bonnet, C., & El-Amraoui, A. (2012). Usher syndrome (sensorineural deafness and retinitis pigmentosa): pathogenesis, molecular diagnosis and therapeutic approaches. *Current Opinion in Neurology*, 25(1), 42–49. doi:10.1097/WCO.0b013e32834ef8b2
- Boucart, M., Moroni, C., Thibaut, M., Szafrarczyk, S., & Greene, M. (2013). Scene categorization at large visual eccentricities. *Vision Research*, 86, 35–42. doi:10.1016/j.visres.2013.04.006

- Brady, T. F., & Chun, M. M. (2007). Spatial constraints on learning in visual search: modeling contextual cuing. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 33(4), 798–815. doi:10.1037/0096-1523.33.4.798
- Brady, T. F., Konkle, T., Alvarez, G. A., & Oliva, A. (2008). Visual long-term memory has a massive storage capacity for object details. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(38), 14325–9. doi:10.1073/pnas.0803390105
- Brelén, Må. E., De Potter, P., Gersdorff, M., Cosnard, G., Veraart, C., & Delbeke, J. (2006). Intraorbital implantation of a stimulating electrode for an optic nerve visual prosthesis. *Journal of Neurosurgery*, 104, 593–597.
- Bremmer, F. (2000). Eye position effects in macaque area V4. *NeuroReport*, 11(6), 1277–1283. doi:10.1097/00001756-200004270-00027
- Bridgeman, B., Peery, S., & Anand, S. (1997). Interaction of cognitive and sensorimotor maps of visual space. *Perception & Psychophysics*, 59(3), 456–469. doi:10.3758/BF03211912
- Brilhault, A. (2014). Vision artificielle pour les non-voyants : Une approche bio-inspirée pour la reconnaissance de formes. *Thèse, University of Toulouse*
- Brindley, G. S., & Lewin, W. S. (1968). The sensations produced by electrical stimulation of the visual cortex. *The Journal of Physiology*, 196(2), 479–93. Retrieved from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1351724&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Brockmole, J. R., Castelhana, M. S., & Henderson, J. M. (2006). Contextual cueing in naturalistic scenes: Global and local contexts. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 32(4), 699–706. doi:10.1037/0278-7393.32.4.699
- Brooks, D. I., Rasmussen, I. P., & Hollingworth, A. (2010). The nesting of search contexts within natural scenes: evidence from contextual cuing. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 36(6), 1406–18. doi:10.1037/a0019257
- Brotchie, P. R., Andersen, R. A., Snyder, L. H., & Goodman, S. J. (1995). Head position signals used by parietal neurons to encode locations of visual stimuli. *Nature*, 375(6528), 232–5. doi:10.1038/375232a0
- Bullier, J. (2001). Integrated model of visual processing. *Brain Research. Brain Research Reviews*, 36, 96–107. doi:10.1016/S0165-0173(01)00085-6
- Busigny, T., Joubert, S., Felician, O., Ceccaldi, M., & Rossion, B. (2010). Holistic perception of the individual face is specific and necessary: Evidence from an extensive case study of acquired prosopagnosia. *Neuropsychologia*, 48(14), 4057–4092. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2010.09.017

- Byrne, P. a, & Crawford, J. D. (2010). Cue reliability and a landmark stability heuristic determine relative weighting between egocentric and allocentric visual information in memory-guided reach. *Journal of Neurophysiology*, 103(6), 3054–69. doi:10.1152/jn.01008.2009
- Byrne, P. a, & Henriques, D. Y. P. (2013). When more is less: increasing allocentric visual information can switch visual-proprioceptive combination from an optimal to sub-optimal process. *Neuropsychologia*, 51(1), 26–37. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2012.10.008
- Callaway, E. M. (2005a). Neural substrates within primary visual cortex for interactions between parallel visual pathways. *Progress in Brain Research*, 149, 59–64. doi:10.1016/S0079-6123(05)49005-6
- Callaway, E. M. (2005b). Structure and function of parallel pathways in the primate early visual system. *The Journal of Physiology*, 566, 13–19. doi:10.1113/jphysiol.2005.088047
- Camors, D., Agdazahou, F., Jouffrais, C., & Durand, J. B. (2014). A direct contribution of peripheral vision to preview facilitation in visual search. *Perception ECVP Abstract*, 43, 97. doi:10.1068/v1412736
- Camors, D., Jouffrais, C., Cottureau, B. R., & Durand, J. B. (2015). Allocentric coding: Spatial range and combination rules. *Vision Research*, 109, 87–98. doi:10.1016/j.visres.2015.02.018
- Carrozzo, M., Stratta, F., McIntyre, J., & Lacquaniti, F. (2002). Cognitive allocentric representations of visual space shape pointing errors. *Experimental Brain Research. Experimentelle Hirnforschung. Expérimentation Cérébrale*, 147(4), 426–36. doi:10.1007/s00221-002-1232-4
- Casson, R. J., Chidlow, G., Wood, J. P. M., Crowston, J. G., & Goldberg, I. (2012). Definition of glaucoma: Clinical and experimental concepts. *Clinical and Experimental Ophthalmology*, 40(January), 341–349. doi:10.1111/j.1442-9071.2012.02773.x
- Castet, E., & Masson, G. S. (2000). Motion perception during saccadic eye movements. *Nature Neuroscience*, 3(2), 177–183. doi:10.1038/72124
- Cattell, J. (1900). On relations of time and space in vision. *Psychological Review*. Retrieved from <http://psycnet.apa.org/journals/rev/7/4/325/>
- Chen, J., & Niemeier, M. (2014). Do head-on-trunk signals modulate disengagement of spatial attention? *Experimental Brain Research*, 232(1), 147–157. doi:10.1007/s00221-013-3727-6
- Chen, S. C., Suaning, G. J., Morley, J. W., & Lovell, N. H. (2009). Simulating prosthetic vision: II. Measuring functional capacity. *Vision Research*, 49(19), 2329–43. doi:10.1016/j.visres.2009.07.003

- Chen, Y., Byrne, P., & Crawford, J. D. (2011). Time course of allocentric decay, egocentric decay, and allocentric-to-egocentric conversion in memory-guided reach. *Neuropsychologia*, 49(1), 49–60. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2010.10.031
- Chow, A. Y., Chow, V. Y., Packo, K. H., Pollack, J. S., Peyman, G. a, & Schuchard, R. (2004). The artificial silicon retina microchip for the treatment of vision loss from retinitis pigmentosa. *Archives of Ophthalmology*, 122(4), 460–469. doi:10.1001/archophth.122.4.460
- Clavagnier, S., Prado, J., Kennedy, H., & Perenin, M.-T. (2007). How humans reach: distinct cortical systems for central and peripheral vision. *The Neuroscientist : A Review Journal Bringing Neurobiology, Neurology and Psychiatry*, 13, 22–27. doi:10.1177/1073858406295688
- Cloutman, L. L. (2013). Interaction between dorsal and ventral processing streams: Where, when and how? *Brain and Language*, 127(2), 251–263. doi:10.1016/j.bandl.2012.08.003
- Cohen, Y. E., & Andersen, R. a. (2002). A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nature Reviews. Neuroscience*, 3(July), 553–562. doi:10.1038/nrn873
- Cole, B. L., & Jenkins, S. E. (1984). The effect of variability of background elements on the conspicuity of objects. *Vision Research*, 24, 261–270. doi:10.1016/0042-6989(84)90129-9
- Copara, M. S., Hassan, A. S., Kyle, C. T., Libby, L. a, Ranganath, C., & Ekstrom, A. D. (2014). Complementary roles of human hippocampal subregions during retrieval of spatiotemporal context. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 34(20), 6834–42. doi:10.1523/JNEUROSCI.5341-13.2014
- Creem, S. H., & Proffitt, D. R. (2001). Defining the cortical visual systems: “what”, “where”, and “how”. *Acta Psychologica*, 107, 43–68. doi:10.1016/S0001-6918(01)00021-X
- Daiger, S. P., Sullivan, L. S., & Bowne, S. J. (2013). Genes and mutations causing retinitis pigmentosa. *Clinical Genetics*, 84(2), 132–141. doi:10.1111/cge.12203
- Day, A., Baio, G., Gazzard, G., Bunce, C., Azuara-Blanco, a, Munoz, B., ... Foster, P. (2012). The prevalence of primary angle closure glaucoma in European derived populations: a systematic review., 1162–1167. doi:10.1136/bjophthalmol-2011-301189
- Dean, T., Ruzon, M. A., Segal, M., Shlens, J., Vijayanarasimhan, S., & Yagnik, J. (2013). Fast, Accurate Detection of 100,000 Object Classes on a Single Machine. In *Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR), 2013 IEEE Conference on* (pp. 1814–1821). doi:10.1109/CVPR.2013.237
- Diedrichsen, J., Werner, S., Schmidt, T., & Trommershäuser, J. (2004). Immediate spatial distortions of pointing movements induced by visual landmarks. *Perception & Psychophysics*, 66(1), 89–103.

- Diwadkar, V. A., & McNamara, T. P. (1997). Viewpoint dependence in scene recognition. *Psychological Science*, 8(4), 302–307. doi:10.1111/j.1467-9280.1997.tb00442.x
- Dobelle, W. H. (2000). Artificial vision for the blind by connecting a television camera to the visual cortex. *ASAIO Journal (American Society for Artificial Internal Organs)*, 46(1), 3–9. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10667705>
- Doble, F. A. V.-D. and N. (2012). *Topics in Adaptive Optics*. (R. Tyson, Ed.). InTech. doi:10.5772/1086
- Dramas, F., Oriola, B., Katz, B. F. G., Thorpe, S. J., & Jouffrais, C. (2008). Designing an assistive device for the blind based on object localization and augmented auditory reality. *Proceedings of the 10th International ACM SIGACCESS Conference on Computers and Accessibility - Assets '08*, 263–264. doi:10.1145/1414471.1414529
- Duhamel, J., Colby, C., & Goldberg, M. (1992). The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, 255(5040), 90–92. doi:10.1126/science.1553535
- Durand, J. B., Trotter, Y., & Celebrini, S. (2010). Privileged Processing of the Straight-Ahead Direction in Primate Area V1. *Neuron*, 66(1), 126–137. doi:10.1016/j.neuron.2010.03.014
- Durand, J., Camors, D., Trotter, Y., & Celebrini, S. (2012). Privileged visual processing of the straight-ahead direction in humans. *Journal of Vision*, 12(6), 1–13. doi:10.1167/12.6.34
- Durette, B., & Louveton, N. (2008). Visuo-auditory sensory substitution for mobility assistance: testing TheVIBE. *Workshop on Computer*, 1–13.
- Ekstrom, A. D., Arnold, A. E. G. F., & Iaria, G. (2014). A critical review of the allocentric spatial representation and its neural underpinnings: toward a network-based perspective. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8(October), 1–15. doi:10.3389/fnhum.2014.00803
- Fernández, E., Pelayo, F., Romero, S. F., Bongard, M., Marin, C., Alfaro, A., & Merabet, L. B. (2005). Development of a cortical visual neuroprosthesis for the blind: the relevance of neuroplasticity. *Journal of Neural Engineering*, 2(4), R1–12. doi:10.1088/1741-2560/2/4/R01
- Fiannaca, A., Morelli, T., & Folmer, E. (2013). Haptic target acquisition to enable spatial gestures in nonvisual displays. *Proceedings of Graphics Interface 2013*, 213–219. Retrieved from <http://dl.acm.org/citation.cfm?id=2532165>
- Fiehler, K., Wolf, C., Klinghammer, M., & Blohm, G. (2014). Integration of egocentric and allocentric information during memory-guided reaching to images of a natural environment. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8(August), 1–12. doi:10.3389/fnhum.2014.00636

- Fize, D., Vanduffel, W., Nelissen, K., Denys, K., Chef d'Hotel, C., Faugeras, O., & Orban, G. a. (2003). The retinotopic organization of primate dorsal V4 and surrounding areas: A functional magnetic resonance imaging study in awake monkeys. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 23(19), 7395–7406. doi:23/19/7395 [pii]
- Folmer, E., & Morelli, T. (2012). Spatial gestures using a tactile-proprioceptive display. *Proceedings of the Sixth International Conference on Tangible, Embedded and Embodied Interaction*, 1, 139–142. doi:10.1145/2148131.2148161
- Foo, P., Warren, W. H., Duchon, A., & Tarr, M. J. (2005). Do humans integrate routes into a cognitive map? Map- versus landmark-based navigation of novel shortcuts. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 31(2), 195–215. doi:10.1037/0278-7393.31.2.195
- Fortenbaugh, F. C., Hicks, J. C., Hao, L., & Turano, K. a. (2007). Losing sight of the bigger picture: peripheral field loss compresses representations of space. *Vision Research*, 47(19), 2506–20. doi:10.1016/j.visres.2007.06.012
- Fortenbaugh, F. C., Hicks, J. C., & Turano, K. a. (2008). The effect of peripheral visual field loss on representations of space: evidence for distortion and adaptation. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 49(6), 2765–72. doi:10.1167/iovs.07-1021
- Fox, C. R. (2000). Low vision rehabilitation for patients with severe glaucoma. In *Principles and Practice of Ophthalmology* (pp. 3031–3043).
- Friedman, D. S., Freeman, E., Munoz, B., Jampel, H. D., & West, S. K. (2007). Glaucoma and Mobility Performance. The Salisbury Eye Evaluation Project. *Ophthalmology*, 114(12), 2232–2238. doi:10.1016/j.optha.2007.02.001
- Gawande, a a, Donovan, W. J., Ginsburg, a P., & Marmor, M. F. (1989). Photoaversion in retinitis pigmentosa. *The British Journal of Ophthalmology*, 73(2), 115–120. doi:10.1136/bjo.73.2.115
- Geldard, F. a. (1957). Adventures in tactile literacy. *American Psychologist*, 12(3), 115–124. doi:10.1037/h0040416
- Geruschat, D. R., Turano, K. A., & Stahl, J. W. (1998). Traditional measures of mobility performance and retinitis pigmentosa. *Optometry and Vision Science : Official Publication of the American Academy of Optometry*, 75(7), 525–37.
- Goodale, M. a., & Milner, a. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, 15(1), 20–25. doi:10.1016/0166-2236(92)90344-8
- Goujon, A., Brockmole, J. R., & Ehinger, K. A. (2012). How visual and semantic information influence learning in familiar contexts. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 38(5), 1315–27. doi:10.1037/a0028126

- Grover, S., Fishman, G. a., Anderson, R. J., Alexander, K. R., & Derlacki, D. J. (1997). Rate of Visual Field Loss in Retinitis Pigmentosa. *Ophthalmology*, 104(3), 460–465. doi:10.1016/S0161-6420(97)30291-7
- Grover, S., Fishman, G. A., & Brown, J. (1998). Patterns of visual field progression in patients with retinitis pigmentosa. *Ophthalmology*, 105, 1069–1075. doi:10.1016/S0161-6420(98)96009-2
- Grubb, J. D., & Reed, C. L. (2002). Trunk orientation induces neglect-like lateral biases in covert attention. *Psychological Science : A Journal of the American Psychological Society / APS*, 13(6), 553–556. doi:10.1111/1467-9280.00497
- Grubb, J. D., Reed, C. L., Bate, S., Garza, J., & Roberts, R. J. (2008). Walking reveals trunk orientation bias for visual attention. *Perception & Psychophysics*, 70(4), 688–696. doi:10.3758/PP.70.4.688
- Grumet, A. E., Wyatt, J. L., & Rizzo, J. F. (2000). Multi-electrode stimulation and recording in the isolated retina. *Journal of Neuroscience Methods*, 101, 31–42. doi:10.1016/S0165-0270(00)00246-6
- Hamel, C. (2006). Retinitis pigmentosa. *Orphanet Journal of Rare Diseases*, 1, 40. doi:10.1186/1750-1172-1-40
- Hanneton, S., Auvray, M., & Durette, B. (2010). The Vibe: a versatile vision-to-audition sensory substitution device. *Applied Bionics and Biomechanics*, 7(4), 269–276. doi:10.1080/11762322.2010.512734
- Hasselbach-Heitzeg, M. M., & Reuter-Lorenz, P. A. (2002). Egocentric body-centered coordinates modulate visuomotor performance. *Neuropsychologia*, 40(11), 1822–1833. doi:10.1016/S0028-3932(02)00034-9
- Hay, L., & Redon, C. (2006). Response delay and spatial representation in pointing movements. *Neuroscience Letters*, 408(3), 194–8. doi:10.1016/j.neulet.2006.08.080
- Heckenlively, J. R., Yoser, S. L., Friedman, L. H., & Oversier, J. J. (1988). Clinical Findings and Common Symptoms in Retinitis Pigmentosa. *American Journal of Ophthalmology*, 105(5), 504–511. doi:10.1016/0002-9394(88)90242-5
- Henderson, J. (2003). Human gaze control during real-world scene perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 498–504. doi:10.1016/j.tics.2003.09.006
- Henderson, J. M., & Hollingworth, A. (2003). Global Transsaccadic Change Blindness During Scene Perception. *Psychological Science*, 14(5), 493–497. doi:10.1111/1467-9280.02459
- Henriques, D. Y., Klier, E. M., Smith, M. a, Lowy, D., & Crawford, J. D. (1998). Gaze-centered remapping of remembered visual space in an open-loop pointing task. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 18(4), 1583–94.

- Henze, N., Heuten, W., & Boll, S. (2006). Non-intrusive somatosensory navigation support for blind pedestrians. In *Proc. of Eurohaptics* (Vol. 2006).
- Herse, P. (2005). Retinitis pigmentosa: visual function and multidisciplinary management. *Clinical & Experimental Optometry : Journal of the Australian Optometrical Association*, 88(5), 335–50.
- Hershler, O., Golan, T., Bentin, S., & Hochstein, S. (2010). The wide window of face detection. *Journal of Vision*, 10, 21. doi:10.1167/10.10.21
- Heuten, W., Henze, N., Boll, S., & Pielot, M. (2008). Tactile wayfinder: A non-visual support system for wayfinding. In *Proceedings of the 5th Nordic conference on Human-computer interaction: building bridges* (p. 172). New York, New York, USA: ACM Press. doi:10.1145/1463160.1463179
- Hibino, H. (1992). Red-green and yellow-blue opponent-color responses as a function of retinal eccentricity. *Vision Research*, 32, 1955–1964. doi:10.1016/0042-6989(92)90055-N
- Hillis, J. M., Ernst, M. O., Banks, M. S., & Landy, M. S. (2002). Combining sensory information: mandatory fusion within, but not between, senses. *Science (New York, N.Y.)*, 298(5598), 1627–30. doi:10.1126/science.1075396
- Hoggan, E., Crossan, a., Brewster, S. a., & Kaaresoja, T. (2009). Audio or tactile feedback: which modality when?, 2–5. doi:10.1145/1518701.1519045
- Hollingworth, A. (2004). Constructing visual representations of natural scenes: the roles of short- and long-term visual memory. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 30(3), 519–37. doi:10.1037/0096-1523.30.3.519
- Hollingworth, A. (2005). The relationship between online visual representation of a scene and long-term scene memory. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 31(3), 396–411. doi:10.1037/0278-7393.31.3.396
- Hollingworth, A. (2006). Visual memory for natural scenes: Evidence from change detection and visual search. *Visual Cognition*, 14(4-8), 781–807. doi:10.1080/13506280500193818
- Hollingworth, A. (2012). Task specificity and the influence of memory on visual search: comment on Vö and Wolfe (2012). *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 38(6), 1596–603. doi:10.1037/a0030237
- Hoshiyama, M., Kakigi, R., & Tamura, Y. (2004). Temporal discrimination threshold on various parts of the body. *Muscle and Nerve*, 29(2), 243–247. doi:10.1002/mus.10532
- Humayun, M. S., de Juan, E., Weiland, J. D., Dagnelie, G., Katona, S., Greenberg, R. J., & Suzuki, S. (1999). Pattern electrical stimulation of the human retina. *Vision Research*, 39(15), 2569–76.

- Ishai, A. (2008). Let's face it: It's a cortical network. *NeuroImage*, 40, 415–419. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.10.040
- Jones, C. M., Gray, R., Spence, C., & Tan, H. Z. (2008). Directing visual attention with spatially informative and spatially noninformative tactile cues. *Experimental Brain Research*, 186(4), 659–69. doi:10.1007/s00221-008-1277-0
- Jouffrais, C. (2011). *Les nouvelles technologies au service de la cognition spatiale des déficients visuels*. Université of Toulouse.
- Kaczmarek, K. A. (2000). Sensory Augmentation and Substitution. In J. D. Bronzino (Ed.), *The Biomedical Engineering Handbook: Second Edition*. Boca Raton: CRC Press LLC.
- Kalmus, H., Luke, I., & Seedburgh, D. (1974). Impairment of colour vision in patients with ocular hypertension and glaucoma. With special reference to the “D and H color-rule”. *The British Journal of Ophthalmology*, 58(11), 922–926. doi:10.1136/bjo.58.11.922
- Kandel, E., Schwartz, J., & Jessell, T. (2000). Principles of neural science. Retrieved from <http://www.just.edu.jo/FacultiesandDepartments/FacultyofEngineering/Departments/BiomedicalEngineering/Documents/Neuroscience Syllabus.pdf>
- Karnath, H. O., Schenkel, P., & Fischer, B. (1991). Trunk orientation as the determining factor of the “contralateral” deficit in the neglect syndrome and as the physical anchor of the internal representation of body orientation in space. *Brain : A Journal of Neurology*, 114 (Pt 4(1991), 1997–2014. doi:10.1093/brain/114.4.1997
- Katz, B. F. G., Dramas, F., Parseihian, G., Gutierrez, O., Kammoun, S., Brilhault, A., ... Jouffrais, C. (2012). NAVIG: Guidance system for the visually impaired using virtual augmented reality. *Technology and Disability*, 24(2), 163–178. doi:10.3233/TAD-2012-0344
- Kit, D., Katz, L., Sullivan, B., Snyder, K., Ballard, D., & Hayhoe, M. (2014). Eye movements, visual search and scene memory, in an immersive virtual environment. *PLoS ONE*, 9(4), 1–11. doi:10.1371/journal.pone.0094362
- Klein, R., & Klein, B. E. K. (2013). The prevalence of age-related eye diseases and visual impairment in aging: Current estimates. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 54, 15–18. doi:10.1167/iovs.13-12789
- Konkle, T., Brady, T. F., Alvarez, G. A., & Oliva, A. (2010). Conceptual distinctiveness supports detailed visual long-term memory for real-world objects. *Journal of Experimental Psychology. General*, 139(3), 558–578. doi:10.1037/a0019165
- Kozlowski, J. M. D., & Jalkh, A. E. (1985). An Improved Negative-Lens Field Expander for Patients With Concentric Field Constriction. *Archives of Ophthalmology*, 103(3), 326–326. doi:10.1001/archophth.1985.01050030022009

- Krefman, R. A. (1981). Reversed telescopes on visual efficiency scores in field-restricted patients. *American Journal of Optometry and Physiological Optics*, 58(2), 159–62. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7223844>
- Krigolson, O., Clark, N., Heath, M., & Binsted, G. (2007). The proximity of visual landmarks impacts reaching performance. *Spatial Vision*, 20(4), 317–36. doi:10.1163/156856807780919028
- Krigolson, O., & Heath, M. (2004). Background visual cues and memory-guided reaching. *Human Movement Science*, 23(6), 861–77. doi:10.1016/j.humov.2004.10.011
- Kuipers, B., Tecuci, D. G., & Stankiewicz, B. J. (2003). The Skeleton In The Cognitive Map: A Computational and Empirical Exploration. *Environment & Behavior*, 35(1), 81–106. doi:10.1177/0013916502238866
- Kuyk, T. K., Liu, L., & Fuhr, P. S. W. (2005). Feature search in persons with severe visual impairment. *Vision Research*, 45, 3224–3234. doi:10.1016/j.visres.2005.07.019
- Lacquaniti, F. (1998). Visuo-motor transformations for arm reaching. *European Journal of Neuroscience*, 10(June 1997), 195–203. doi:10.1046/j.1460-9568.1998.00040.x
- Lamme, V. a F., & Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neurosciences*, 23, 571–579. doi:10.1016/S0166-2236(00)01657-X
- Larson, A., & Loschky, L. (2009). The contributions of central versus peripheral vision to scene gist recognition. *Journal of Vision*, 9, 1–16. doi:10.1167/9.10.6.Introduction
- Lee, B. B. (1996). Receptive field structure in the primate retina. *Vision Research*, 36(5), 631–644. doi:10.1016/0042-6989(95)00167-0
- Lehtinen, V., Oulasvirta, A., Salovaara, A., & Nurmi, P. (2012). Dynamic tactile guidance for visual search tasks. *Proceedings of the 25th Annual ACM Symposium on User Interface Software and Technology - UIST '12*, 445. doi:10.1145/2380116.2380173
- Lemay, M., Bertram, C. P., & Stelmach, G. E. (2004a). Pointing to an allocentric and egocentric remembered target in younger and older adults. *Experimental Aging Research*, 30(4), 391–406. doi:10.1080/03610730490484443
- Lemay, M., Bertram, C. P., & Stelmach, G. E. (2004b). Pointing to an allocentric and egocentric remembered target. *Motor Control*, 8, 16–32. doi:10.1080/03610730490484443
- Lindberg, C. R., Fishman, G. a., Anderson, R. J., & Vasquez, V. (1981). Contrast sensitivity in retinitis pigmentosa. *British Journal of Ophthalmology*, 65(12), 855–858. doi:10.1136/bjo.65.12.855

- Lindeman, R., Yanagida, Y., Sibert, J. L., & Lavine, R. (2003). Effective vibrotactile cueing in a visual search task. *Proceedings of the Ninth IFIP TC13 International Conference on Human-Computer Interaction (INTERACT 2003)*, 89–96.
- Lowe, J., & Drasdo, N. (1992). Patient's Responses to Retinitis Pigmentosa. *Optometry & Vision Science*, 69(3), 182–185.
- Malpeli, J. G., Lee, D., & Baker, F. H. (1996). Laminar and retinotopic organization of the macaque lateral geniculate nucleus: Magnocellular and parvocellular magnification functions. *Journal of Comparative Neurology*, 375, 363–377. doi:10.1002/(SICI)1096-9861(19961118)375:3<363::AID-CNE2>3.0.CO;2-0
- Mancil, R. M., Mancil, G. L., King, E., Legault, C., Munday, J., Alfieri, S., ... Blasch, B. B. (2005). Improving nighttime mobility in persons with night blindness caused by retinitis pigmentosa: A comparison of two low-vision mobility devices. *Journal of Rehabilitation Research and Development*, 42(4), 471–486. doi:10.1682/JRRD.2004.08.0091
- Mancini, F., Bauleo, A., Cole, J., Lui, F., Porro, C. a., Haggard, P., & Iannetti, G. D. (2014). Whole-body mapping of spatial acuity for pain and touch. *Annals of Neurology*, 75(6), 917–924. doi:10.1002/ana.24179
- Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., & Hubel, D. H. (2004). The role of fixational eye movements in visual perception. *Nature Reviews. Neuroscience*, 5(March), 229–240. doi:10.1038/nrn1348
- Maunsell, J. H., Nealey, T. a, & DePriest, D. D. (1990). Magnocellular and parvocellular contributions to responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 10(October), 3323–3334.
- Medendorp, W. P., Beurze, S. M., Van Pelt, S., & Van Der Werf, J. (2008). Behavioral and cortical mechanisms for spatial coding and action planning. *Cortex*, 44, 587–597. doi:10.1016/j.cortex.2007.06.001
- Meijer, P. B. L. (1992). An experimental system for auditory image representations. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 39(2), 112–121. doi:10.1109/10.121642
- Merabet, L. B., Rizzo III, J. F., Amedi, A., Somers, D. C., & Pascual-Leone, A. (2005). What blindness can tell us about seeing again: merging neuroplasticity and neuroprostheses. *Nature Reviews. Neuroscience*, 6(1), 71–7. doi:10.1038/nrn1586
- Merin, S., & Auerbach, E. (1976). Retinitis pigmentosa. *Survey of Ophthalmology*. doi:10.1016/S0039-6257(96)90001-6
- Morris, R. G. M., Hagan, J. J., & Rawlins, J. N. P. (1986). Allocentric spatial learning by hippocampectomised rats: A further test of the “spatial mapping” and “working memory” theories of hippocampal function. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, 38(4), 365–395. doi:10.1080/14640748608402242

- Morrisette, D. L., Marmor, M. F., & Goodrich, G. L. (1983). An evaluation of night vision mobility aids. *Ophthalmology*, 90(10), 1226–30. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/6197688>
- Naïli, F., Despretz, P., & Boucart, M. (2006). Colour recognition at large visual eccentricities in normal observers and patients with low vision. *Neuroreport*, 17, 1571–1574. doi:10.1097/01.wnr.0000236864.54575.98
- Nakashima, R., & Shioiri, S. (2014). Why do we move our head to look at an object in our peripheral region? Lateral viewing interferes with attentive search. *PLoS ONE*, 9(3). doi:10.1371/journal.pone.0092284
- Nelson, P., Aspinall, P., & O'Brien, C. (1999). Patients' perception of visual impairment in glaucoma: a pilot study. *The British Journal of Ophthalmology*, 83(5), 546–552. doi:10.1136/bjo.83.5.546
- Ngo, M. K., & Spence, C. (2010). Auditory, tactile, and multisensory cues facilitate search for dynamic visual stimuli. *Attention, Perception & Psychophysics*, 72(6), 1654–65. doi:10.3758/APP.72.6.1654
- O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford University Press.
- O'Regan, J. K., & Noë, a. (2001). A sensorimotor account of vision and visual consciousness. *The Behavioral and Brain Sciences*, 24(5), 939–73; discussion 973–1031. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12239892>
- Oliva, A., Wolfe, J. M., & Arsenio, H. C. (2004). Panoramic search: the interaction of memory and vision in search through a familiar scene. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 30(6), 1132–46. doi:10.1037/0096-1523.30.6.1132
- Olson, I. R., & Chun, M. M. (2002). Perceptual constraints on implicit learning of spatial context. *Visual Cognition*, 9(3), 273–302. doi:10.1080/13506280042000162
- Omar, R., Dain, S., & Herse, P. (2005). Color vision deficiency in retinitis pigmentosa. *International Congress Series*, 1282, 684–688. doi:10.1016/j.ics.2005.05.170
- Oron-Gilad, T., Downs, J. L., Gilson, R. D., & Hancock, P. a. (2007). Vibrotactile Guidance Cues for Target Acquisition. *IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics, Part C (Applications and Reviews)*, 37(5), 993–1004. doi:10.1109/TSMCC.2007.900646
- Peli, E., Luo, G., Bowers, A., & Rensing, N. (2009). Development and evaluation of vision multiplexing devices for vision impairments. *International Journal of Artificial Intelligence Tools : Architectures, Languages, Algorithms*, 18(3), 365–378. doi:10.1142/S0218213009000184
- Pelisson, D., & Prablanc, C. (1988). Kinematics of centrifugal and centripetal saccadic eye movements in man. *Vision Research*, 28(1), 87–94. doi:10.1016/S0042-6989(88)80009-9

- Penfield, W., & Rasmussen, T. (1950). *The cerebral cortex of man: A Clinical Study of Localization of Function* (MacMillan.). New York.
- Perenin, M. T., & Vighetto, A. (1988). Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain : A Journal of Neurology*, 111 (Pt 3, 643–74.
- Petr-Silva, H., & Linden, R. (2013). Advances in gene therapy technologies to treat retinitis pigmentosa. *Clinical Ophthalmology*, 8, 127–136. doi:10.2147/OPTH.S38041
- Pointer, J. S. (1986). The cortical magnification factor and photopic vision. *Biological Reviews*, 61(2), 97–119. doi:10.1111/j.1469-185X.1986.tb00463.x
- Polimeni, J. R., Balasubramanian, M., & Schwartz, E. L. (2006). Multi-area visuotopic map complexes in macaque striate and extra-striate cortex. *Vision Research*, 46(20), 3336–3359. doi:10.1016/j.visres.2006.03.006
- Prablanc, C., Echallier, J. F., Komilis, E., & Jeannerod, M. (1979). Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. *Biological Cybernetics*, 35(2), 113–24.
- Prado, J., Clavagnier, S., Otzenberger, H., Scheiber, C., Kennedy, H., & Perenin, M. T. (2005). Two cortical systems for reaching in central and peripheral vision. *Neuron*, 48, 849–858. doi:10.1016/j.neuron.2005.10.010
- Puech, B., Kostrubiec, B., Hache, J. C., & François, P. (1991). Epidemiology and prevalence of hereditary retinal dystrophies in the Northern France. *Journal Français D'ophtalmologie*, 14(3), 153–64.
- Qiu, A., Rosenau, B. J., Greenberg, A. S., Hurdal, M. K., Barta, P., Yantis, S., & Miller, M. I. (2006). Estimating linear cortical magnification in human primary visual cortex via dynamic programming. *NeuroImage*, 31(1), 125–38. doi:10.1016/j.neuroimage.2005.11.049
- Quigley, H. a, & Broman, a T. (2006). The number of people with glaucoma worldwide in 2010 and 2020. *The British Journal of Ophthalmology*, 90, 262–267. doi:10.1136/bjo.2005.081224
- Ramulu, P. (2009). Glaucoma and disability: which tasks are affected, and at what stage of disease? *Current Opinion in Ophthalmology*, 20(2), 92–8. doi:10.1097/ICU.0b013e32832401a9
- Ranganath, C., & Ritchey, M. (2012). Two cortical systems for memory-guided behaviour. *Nature Reviews. Neuroscience*, 13(10), 713–26. doi:10.1038/nrn3338
- Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. *Psychological Bulletin*, 124(3), 372–422.

- Rensink, R. a. (2000). The Dynamic Representation of Scenes. *Visual Cognition*, 7(1-3), 17–42. doi:10.1080/135062800394667
- Rensink, R. A., Kevin O'Regan, J., & Clark, J. J. (2000). On the Failure to Detect Changes in Scenes Across Brief Interruptions. *Visual Cognition*.
- Röder, B., Teder-Sälejärvi, W., Sterr, A., Rösler, F., Hillyard, S. A., & Neville, H. J. (1999). Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature*, 400(6740), 162–6. doi:10.1038/22106
- Rosenbaum, G. M., & Jiang, Y. V. (2013). Interaction between scene-based and array-based contextual cueing. *Attention, Perception & Psychophysics*, 75(5), 888–99. doi:10.3758/s13414-013-0446-9
- Roskos-Ewoldsen, B., McNamara, T. P., Shelton, A. L., & Carr, W. (1998). Mental representations of large and small spatial layouts are orientation dependent. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 24(1), 215–226. doi:10.1037/0278-7393.24.1.215
- Rovamo, J. (1983). Cortical magnification factor and contrast sensitivity to luminance-modulated chromatic gratings. *Acta Physiologica Scandinavica*, 119, 365–371. doi:10.1111/j.1748-1716.1983.tb07351.x
- Sampaio, E., Maris, S., & Bach-y-Rita, P. (2001). Brain plasticity: “visual” acuity of blind persons via the tongue. *Brain Research*, 908(2), 204–207. doi:10.1016/S0006-8993(01)02667-1
- Shelton, A. L., & Mcnamara, T. P. (1997). Multiple views of spatial memory. *Psychonomic Bulletin & Review*, 4(1), 102–106. doi:10.3758/BF03210780
- Sheth, B. R., & Shimojo, S. (2004). Extrinsic cues suppress the encoding of intrinsic cues. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(2), 339–50. doi:10.1162/089892904322984616
- Simons, D. J., & Levin, D. T. (1997). Change blindness. *Trends in Cognitive Sciences*. doi:10.1016/S1364-6613(97)01080-2
- Smith, N. D., Crabb, D. P., & Garway-Heath, D. F. (2011). An exploratory study of visual search performance in glaucoma. *Ophthalmic & Physiological Optics : The Journal of the British College of Ophthalmic Opticians (Optometrists)*, 31(3), 225–32. doi:10.1111/j.1475-1313.2011.00836.x
- Snyder, L. H., Grieve, K. L., Brotchie, P., & Andersen, R. a. (1998). Space in Parietal Cortex. *Nature*, 394(August), 887–891. doi:10.1038/29777
- Soechting, J. F., Tillery, S. I., & Flanders, M. (1990). Transformation from head- to shoulder-centered representation of target direction in arm movements. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2(1), 32–43. doi:10.1162/jocn.1990.2.1.32

- Stevens, A., & Coupe, P. (1978). Distortions in judged spatial relations. *Cognitive Psychology*, 10, 422–437. doi:10.1016/0010-0285(78)90006-3
- Stockman, A., & Sharpe, L. T. (2006). Into the twilight zone: The complexities of mesopic vision and luminous efficiency. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 26, 225–239. doi:10.1111/j.1475-1313.2006.00325.x
- Strappini, F., Pitzalis, S., Snyder, A. Z., McAvoy, M. P., Sereno, M. I., Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2014). Eye position modulates retinotopic responses in early visual areas: a bias for the straight-ahead direction. *Brain Structure and Function*. doi:10.1007/s00429-014-0808-7
- Strasburger, H., Rentschler, I., & Jüttner, M. (2011). Peripheral vision and pattern recognition: a review. *Journal of Vision*, 11(5), 13. doi:10.1167/11.5.13
- Stronks, H. C., & Dagnelie, G. (2014). The functional performance of the Argus II retinal prosthesis. *Expert Review of Medical Devices*, 11(1), 23–30. doi:10.1586/17434440.2014.862494
- Szlyk, J. P., Seiple, W., Fishman, G. a., Alexander, K. R., Grover, S., & Mahler, C. L. (2001). Perceived and actual performance of daily tasks: Relationship to visual function tests in individuals with retinitis pigmentosa. *Ophthalmology*, 108(1), 65–75. doi:10.1016/S0161-6420(00)00413-9
- Tadin, D., Nyquist, J. B., Lusk, K. E., Corn, A. L., & Lappin, J. S. (2012). Peripheral vision of youths with low vision: motion perception, crowding, and visual search. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 53(9), 5860–8. doi:10.1167/iovs.12-10350
- Takahashi, N., Kawamura, M., Shiota, J., Kasahata, N., & Hirayama, K. (1997). Pure topographic disorientation due to right retrosplenial lesion. *Neurology*, 49(2), 464–9. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9270578>
- Thorpe, S. J., Gegenfurtner, K. R., Fabre-Thorpe, M., & Bülthoff, H. H. (2002). Detection of animals in natural images using far peripheral vision. *European Journal of Neuroscience*, 14, 869–876. doi:10.1046/j.0953-816X.2001.01717.x
- Trotter, Y., & Celebrini, S. (1999). Gaze direction controls response gain in primary visual-cortex neurons. *Nature*, 398(6724), 239–42. doi:10.1038/18444
- Turano, K. (1991). Bisection judgments in patients with retinitis pigmentosa. *Clinical Vision Sciences*, 6(2), 119–130.
- Turano, K. a., Rubin, G. S., & Quigley, H. a. (1999). Mobility performance in glaucoma. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 40(12), 2803–2809.
- Turano, K. a., Yu, D., Hao, L., & Hicks, J. C. (2005). Optic-flow and egocentric-direction strategies in walking: Central vs peripheral visual field. *Vision Research*, 45(25-26), 3117–3132. doi:10.1016/j.visres.2005.06.017

- Turano, K., & Shuchard, R. A. (1991). space perception in observers with visual field loss.pdf. *Clinical Vision Sciences*, 6(4), 289–299.
- Tynan, P. D., & Sekuler, R. (1982). Motion processing in peripheral vision: Reaction time and perceived velocity. *Vision Research*, 22, 61–68. doi:10.1016/0042-6989(82)90167-5
- Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (1994). “What” and “where” in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 4, 157–165. doi:10.1016/0959-4388(94)90066-3
- Van Asselen, M., & Castelo-Branco, M. (2009). The role of peripheral vision in implicit contextual cuing. *Attention, Perception & Psychophysics*, 71(1), 76–81. doi:10.3758/APP.71.1.76
- Van Esch, J. a, Koldenhof, E. E., van Doorn, a J., & Koenderink, J. J. (1984). Spectral sensitivity and wavelength discrimination of the human peripheral visual field. *Journal of the Optical Society of America A*, 1(5), 443–50.
- Van Essen, D. C., & Maunsell, J. H. R. (1983). Hierarchical organization and functional streams in the visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 6, 370–375. doi:10.1016/0166-2236(83)90167-4
- Vargas-Martin, F., & Peli, E. (2002a). Augmented-view for restricted visual field: multiple device implementations. *Optometry & Vision Science*, 79(11), 715–723.
- Vargas-Martin, F., & Peli, E. (2002b). Augmented-view for restricted visual field: multiple device implementations. *Optometry & Vision Science*, 79(11), 715–723.
- Ventre, J., Flandrin, J. M., & Jeannerod, M. (1984). In search for the egocentric reference. A neurophysiological hypothesis. *Neuropsychologia*, 22(6), 797–806. doi:10.1016/0028-3932(84)90104-0
- Veraart, C., Raftopoulos, C., Mortimer, J. T., Delbeke, J., Pins, D., Michaux, G., ... Wanet-Defalque, M.-C. (1998). Visual sensations produced by optic nerve stimulation using an implanted self-sizing spiral cuff electrode. *Brain Research*, 813(1), 181–186. doi:10.1016/S0006-8993(98)00977-9
- Viswanathan, A. C. (1999). Severity and Stability of Glaucoma. *Archives of Ophthalmology*, 117(4), 450. doi:10.1001/archophth.117.4.450
- Viswanathan, A. C., McNaught, A. I., Poinsoosawmy, D., Fontana, L., Crabb, D. P., Fitzke, F. W., & Hitchings, R. A. (1999). Severity and Stability of Glaucoma. *Archives of Ophthalmology*, 117, 450–454.
- Võ, M. L. H., & Wolfe, J. M. (2013). The interplay of episodic and semantic memory in guiding repeated search in scenes. *Cognition*, 126(2), 198–212. doi:10.1016/j.cognition.2012.09.017

- Wandell, B. a, Dumoulin, S. O., & Brewer, A. a. (2007). Visual field maps in human cortex. *Neuron*, 56(2), 366–83. doi:10.1016/j.neuron.2007.10.012
- Wassle, H., Grunert, U., Rohrenbeck, J., & Boycott, B. B. (1990). Retinal ganglion cell density and cortical magnification factor in the primate. *Vision Research*, 30(11), 1897–1911. doi:10.1016/0042-6989(90)90166-I
- Weinreb, R. N., Aung, T., & Medeiros, F. a. (2014). The Pathophysiology and Treatment of Glaucoma. *Jama*, 311(18), 1901. doi:10.1001/jama.2014.3192
- Wiesel, T. N. (1968). Receptive Fields and Functional Architecture, 215–243.
- Wolfe, J. M., Alvarez, G. a, Rosenholtz, R., Kuzmova, Y. I., & Sherman, A. M. (2011). Visual search for arbitrary objects in real scenes. *Attention, Perception & Psychophysics*, 73(6), 1650–1671. doi:10.3758/s13414-011-0153-3
- Wolfe, J. M., Võ, M. L.-H., Evans, K. K., & Greene, M. R. (2011). Visual search in scenes involves selective and nonselective pathways. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(2), 77–84. doi:10.1016/j.tics.2010.12.001
- Woods, R. L., Giorgi, R. G., Berson, E. L., & Peli, E. (2010). Extended wearing trial of Trifield lens device for “tunnel vision”. *Ophthalmic & Physiological Optics : The Journal of the British College of Ophthalmic Opticians (Optometrists)*, 30(3), 240–52. doi:10.1111/j.1475-1313.2010.00718.x
- Yamamoto, N., & Philbeck, J. W. (2012). Peripheral vision benefits spatial learning by guiding eye movements. *Memory & Cognition*, 1–19. doi:10.3758/s13421-012-0240-2
- Yarbus, A. L. (1967). *Eye movements and vision*. Retrieved from <http://wexler.free.fr/library/files/yarbus> (1967)
- Ye, H., Malu, M., Oh, U., & Findlater, L. (2014). Current and Future Mobile and Wearable Device Use by People With Visual Impairments. *CHI 2014*, 3123–3132. doi:10.1145/2556288.2557085